# Über den anatomischen Bau der Laubblätter der Arbutoideae und Vaccinioideae in Beziehung zu ihrer systematischen Gruppierung und geographischen Verbreitung

von

**Dr. Franz Niedenzu.**

Mit Tafel III—VI und 2 Holzschnitten.

Arbeit aus dem Botanischen Garten der Universität Breslau.

## Einleitung.

Zu wiederholten Malen haben anatomische Untersuchungen der vegetativen Organe Resultate zu Tage gefördert, welche sich als bedeutungsvoll für die systematische Anordnung der Pflanzen erwiesen. So veröffentlichte neuerdings BREITFELD in ENGLER's Jahrb. Bd. IX seine Studien »über den anatomischen Bau der Laubblätter der *Rhododendroideae*« etc., die sowohl die Verwendbarkeit der »anatomischen Methode« für die Aufdeckung der natürlichen Verwandtschaft der Pflanzen darthun, als auch die Anpassung der vegetativen Organe der Pflanzen an den Standort beleuchten.

Nach dem Erfolge dieser Untersuchung lag es nahe, in gleicher Weise die *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* in Angriff zu nehmen, zwei andere, unter sich innig zusammenhängende Unterfamilien der *Ericaceae*, deren Arten bekanntlich auch unter sehr verschiedenen Existenzbedingungen vegetieren. Während nämlich einzelne, wie z. B. *Oxycoccus*, die Sümpfe des Nordens bewohnen, einzelne, wie *Agapetes*, *Pentapterygium* u. s. w., mit den Regenmengen des malayischen Gebietes und der Wärme einer tropischen Sonne bedacht sind, gedeihen andere, wie *Arctostaphylos Uva ursi* (L.) Spreng. oder *Arbutus* auf dem trockenen und steinigen Grunde der kalten, gemäßigten und subtropischen Zone, ja einzelne, wie *Psammisia* und andere Thibaudieen vermögen sogar das trocken-heiße Klima von Peru und anderer Andengebiete — allerdings nicht in seiner extremsten Form — zu ertragen. Es steht sonach zu erwarten, dass die klimatischen Bedingungen im anatomischen Blattbau ihren Ausdruck finden; und damit taucht auch die Frage auf, ob doch nebenher eine Übereinstimmung in der Blattanatomie sich zeigt, welche Schlüsse auf die Verwandtschaft der unter so verschiedenen Bedingungen vegetierenden Organismen ermöglicht. Daran

schließt sich endlich eine Betrachtung des Verbreitungsgebietes einzelner Arten, Gattungen und größerer Gruppen an, welche vielleicht zu den pflanzengeographischen Beziehungen ganzer Gebiete einen Beitrag zu liefern, vielleicht auch auf die phylogenetische Entwickelung der Gruppen einen kleinen Ausblick zu gewähren im Stande sind.

Die Anregung zu dieser Studie erhielt ich von Herrn Professor ENGLER, unter dessen Leitung ich im hiesigen botanischen Institut die Arbeit vollendete; demselben sage ich hierfür sowie für die Benutzung seines reichhaltigen Herbares, für die Vermittelung eines nicht minder kostbaren Materials aus dem Berliner Königl. Herbar und für vielerlei anderweitige Unterstützung meinen wärmsten Dank. Desgleichen danke ich auch Herrn Dr. PAX, der mir das hiesige Herbar der Schlesischen Gesellschaft zugänglich machte und mir auch sonst mannigfach aushalf.

Was nun die zu behandelnden Pflanzenabteilungen anlangt, so war unter den Systematikern nach dem Erscheinen des Prodromus, in welchem DUNAL die »*Vaccinieae*« und A. DE CANDOLLE die *Arbuteae* und *Andromedeae* (d. i. die *Arbutoideae*) bearbeitete, der gründlichste Kenner derselben KLOTZSCH, der besonders in der Linnaea Bd. XXIV eine gediegene Monographie über die beiden von ihm als »Ordo« der »*Siphonandraceae*« zusammengefassten Abteilungen veröffentlichte. Auf ihm fußen großenteils die Späteren, wie HOOKER f., der jedoch auch viel eigenes Material zu seiner Bearbeitung der »Ordines« der »*Vacciniaceae*« und *Ericaceae* in den »Genera plantarum« herbeibrachte. HOOKER teilt daselbst die »*Vacciniaceae*« in die beiden »Tribus« der *Thibaudieae* und der *Euvaccinieae* und die *Ericaceae* in die 5 Tribus: *Arbuteae*, *Andromedeae*, *Ericeae*, *Rhodoreae* und *Pyroleae*; von diesen letzteren liegen sonach im Bereich meiner Aufgabe nur die beiden ersten Tribus, welche ENGLER als »Gruppen« zu der »Unterfamilie« der »*Arbutoideae*« zusammenfasst, während er auch die »*Vaccinioideae*« als eine »Unterfamilie« der *Ericaceae* hinstellt.

Unter den Floristen verdient eine besondere Erwähnung A. GRAY, der namentlich in der Syn. Flora of N. Am. einen reichen Schatz gediegener systematischer Kenntnisse niedergelegt hat. Im übrigen findet sich das Material für den pflanzengeographischen Teil in den nachbenannten Büchern zerstreut. Eine Anzahl der von HOOKER gekannten und in seinen »Genera« eingerechneten Arten — besonders unter den Thibaudieen — scheint noch der Veröffentlichung zu harren. Andererseits scheint HOOKER von manchen Arten, wie z. B. von den PHILIPPI'schen *Pernettya*-Species — Linnaea Bd. XXIX — keine Kenntnis gehabt zu haben; wieder andere sind erst nach dem Erscheinen der »Genera« entdeckt worden. Daher rührt die Abweichung zwischen der Zahl der Arten in der nachfolgenden pflanzengeographischen Tabelle und den Angaben HOOKER's in den »Genera plantarum«.

Eine eigentliche Bearbeitung der anatomischen Verhältnisse bei den Laubblättern der *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* fehlte bis jetzt. Nur VESQUE

berichtet in der nachstehend citierten Abhandlung von seinen Untersuchungen einiger hierher gehöriger Arten. Immerhin bekunden seine Ausführungen bei dem kargen Untersuchungsmaterial einen sehr scharfen und richtigen Blick dieses Forschers.

## Litteratur.

De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, Leipzig 1877.
Bentham et Hooker, Genera plantarum, vol. II, pars 2, Londini 1878.
De Candolle, Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, pars III, p. 552 ff. (Vacc. bearbeitet von Dunal.)
Engler, Entwickelungsgeschichte der Pflanzenwelt, Leipzig 1879, 1882.
Grisebach, Vegetation der Erde, Leipzig 1872.
Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1884.
Heinricher, Über isolateralen Blattbau, Pringsheim's Jahrb. Bd. 14, Berlin 1884.
Schimper, Traité de paléontologie végétale, tome III, Paris 1874.
Vesque, Caractères des principales familles des Gamopétales, Ann. d. sc. nat. série VII, 1885.
Westermaier, Über Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesystems, Pringsheim's Jahrb. Bd. 14, Berlin 1884.
Bentham, Flora australiensis, vol. III, London 1869, p. 138—142.
—— Flora hongkongensis, London 1861, p. 199 und 200.
—— Plantae Hartwegianae, Londini 1839—1857.
Boissier, Flora orientalis, Genevae et Basileae, vol. III, p. 963—968.
Franchet et Savatier, Enumeratio plantarum in Japonia sponte crescentium, vol. I, Parisiis 1875, p. 280—286.
Gray, Geological Survey of New California, Botany vol. I, Cambridge 1880, p. 448—456, vol. II, p. 460 und 461.
—— Synoptical Flora of North Amerika, New York, vol. II, part I, p. 14—36, May 1878 und Suppl. p. 396—397, January 1886.
Grisebach, Flora of the British West Indian Islands, London 1864, p. 141—144.
Hooker, Flora of British India, vol. III, London 1882, p. 442—461.
—— Handbook of the New Zealand Flora, London 1867, p. 173—176.
Kunth, Synopsis plantarum orbis novi, vol. II, Paris 1823, p. 319—332.
Ledebour, Flora rossica, vol. II, pars II, Stuttgartiae 1845/6, p. 901—913.
Macoun, Catalogue of Canadian plants, part II, 1884 im Geological and natural survey of Canada.
Maximowicz, Primitiae florae amurensis, Leipzig 1859.
—— Diagnoses plantarum novarum Japoniae et Mandschuriae, in Mélanges biologiques tome VIII, 1866—1871, p. 603 ff. und tome XII, p. 741/2.
Meissner, *Ericaceae* et *Vacciniaceae* in Martius, Flora brasiliensis, VII.
Miquel, Flora van Nederlandsch Indië, tweede deel 1856, p. 1053—1063, und eerste bijvoegsel p. 587/8.
Seemann, Flora vitiensis, 1865—1873.
Weddell, Chloris andina, tome II, Paris, Juin 1860, p. 168—182.

Ferner wurden benutzt verschiedene Bände folgender periodisch erscheinender Schriften:

Botanical Magazine; Engler, Botanische Jahrbücher; Hooker, Icones plantarum; Trimen, Journal of botany; Just, Jahresbericht; Linnaea, Journal für die Botanik; Walpers, Repertorium und Annales botanices systematicae.

# Allgemeiner Teil.

## Erstes Kapitel.

### I. Epidermis.

#### 1. Cuticula.

Die Cuticula weist bei den Laubblättern der *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* eine sehr große Verschiedenheit rücksichtlich ihrer Stärke sowie fast noch mehr rücksichtlich ihrer Consistenz auf. Denn es finden sich von einer ganz dünnen Cuticula, wie bei *Arctous* (*Arctostaphylos*) *alpina* (L., Gray), *Enkianthus himalaicus* Hook. f. et Th., *Vaccinium erythrocarpon* Michx. u. a. (Tafel V, Fig. 1, 4, 6), welche kaum die Stärke einer fast unverdickten Zellwand übersteigt, alle Übergänge bis zu einer ganz kolossalen Mächtigkeit, wie bei *Arctostaphylos Uva ursi* (Tafel IV, Fig. 7), *Psammisia*-Arten u. s. w.

Bei gleicher Stärke kann aber der innere Bau der Cuticula noch einen bedeutenden Unterschied in der Größe des Schutzes bedingen, welchen dieselbe dem Blatte gegen Temperaturschwankungen und starke Transpiration sowie bezüglich mechanischer Inanspruchnahme zu leisten vermag. So haben z. B. die ostindischen *Agapetes* sowohl wie die peruanischen *Psammisiae* beide eine ziemlich starke bis sehr starke Cuticula. Während dieselbe indes bei den ersteren fast gallertartig weich ist, erfreut sie sich bei den letzteren einer fast steinharten Consistenz, so dass sie sich nach stundenlangem Kochen nur mit Mühe von einem scharfen Messer schneiden lässt. Man darf gewiss diese ganz enorme Härte der Cuticula bei den meisten *Thibaudieae*, speciell bei den peruanischen Arten, mit dem dortigen trocken-heißen Klima in Verbindung bringen, dem gegenüber sie dem zarten Assimilationsgewebe einen mächtigen Schutz zu gewähren vermag; und andererseits mag bei den ostindischen Arten, denen — wie den erwähnten *Agapetes* im Sikkim-Himalaya, auf Java u. s. w. — eine ungewöhnlich reichliche Menge von selten auf längere Zeit unterbrochenen Niederschlägen zu teil wird, die eigentliche Sklerisierung der starken Cuticula unterbleiben, weil sie einer solchen eben nicht bedürfen.

Doch auch dafür, dass die Dicke der Cuticula einer Einwirkung des Standortes unterliegt, zeigen sich Beispiele. So fand ich z. B. bei *Arctostaphylos Uva ursi* (L.) Spreng., von der ich Exemplare von 10 verschiedenen Standorten [1]) untersuchte, die Stärke der Cuticula an verschiedenen Stand-

---

1) Diese Standorte sind:

1) New Jersey, Pine Barrens. 2) Ochotzk ad ostium flum. Ujan. 3) Ostpreußen: Wald zwischen Alt- und Neu-Placht. 4) Rothenburg, Oberlausitz. 5) Primkenau, Niederschlesien. 6) Lehnin unweit Brückwiel, Brandenburg. 7) Tangstedter Haide jenseit Rebhorst bei Ahrenberg. 8) Gr. Henelohe bei München. 9) Val de Fain, Graubündten. 10) Sierra Alfacas, Spanien.

orten verschieden; am stärksten war dieselbe bei dem Exemplar von der Sierra Alfacas (Taf. IV, Fig. 7b.), nämlich fast doppelt so stark als z. B. bei dem Exemplar vom Val de Fain (Taf. IV, Fig. 7a.). Man würde jedoch irren, wollte man die Stärke und Consistenz der Cuticula als lediglich abhängig von den Einflüssen des Standortes des einzelnen Exemplares und somit als schlechthin individuell veränderlich ansehen. Denn niemals wird bei einer Species mit ganz dünner oder auch nur mäßig dicker Cuticula dieselbe plötzlich stark verdickt werden, wenn ein Individuum bedeutenden Temperaturextremen ausgesetzt würde; vielmehr würde das Individuum eben absterben. Noch weniger aber verliert andererseits ein Individuum plötzlich die der Species angeborene starke Cuticula, wenn es in Verhältnissen kultiviert wird, wo es derselben nicht bedarf. Und eben darum finden wir auch in unmittelbarer Nachbarschaft, wie z. B. in unseren Wäldern ein *Vaccinium Vitis idaea* L. mit ziemlich starker neben einem *Vaccinium Myrtillus* L. mit dünner Cuticula. Bis zu einem gewissen Grade ist also die Stärke und Consistenz der Cuticula ein Speciescharakter, der sich allerdings dadurch herausgebildet haben mag, dass eine bestimmte Species Jahrtausende unter gleichbleibenden Witterungsverhältnissen vegetiert hat. Und insofern auch eine ganze Section oder Gattung oder Gruppe [1]) — wie die *Thibaudieae* (nach der später folgenden Umgrenzung) — seit Alters her ein Areal mit gleichbleibenden klimatischen Verhältnissen bewohnt haben mögen, haben auch sie eine in Stärke und Consistenz nur innerhalb bestimmter Grenzen schwankende Cuticula aufzuweisen. So haben z. B. die Vaccinien der Sectionen *Oxycoccoides*, *Euvaccinium* und *Cyanococcus*, welche das arktische Polar- und Waldgebiet bewohnen, ausnahmslos eine dünne oder nur wenig verdickte Cuticula, hingegen diejenigen der Sectionen *Vitis idaea* und *Neurodesia*, deren Entwickelungscentren in Central- und dem andinen Südamerika liegen, eine starke Cuticula. Von den *Thibaudieae* war oben schon die Rede. Weitere Beispiele finden sich in der später folgenden systematischen Zusammenstellung zur Genüge, da die Stärke der Cuticula als ein gutes systematisches Merkmal Verwendung finden wird.

Die Cuticula der Unterseite fand sich fast ausnahmslos viel schwächer als die der Oberseite, und zwar durchschnittlich etwa im Verhältnis 3 : 5; und nur in diesem Sinne sind die Notizen in der systematischen Zusammenstellung über die jeweilige Stärke der Cuticula gemeint. Diese Verschiedenheit bei ausgesprochen bilateralen Blättern erklärt sich wohl von selbst.

Die äußere Gestaltung der Cuticula richtet sich natürlich nach dem Wachstum der Oberhautzellen und hängt insofern eben so wohl von Vererbung wie von Standortsbedingungen ab. Im allgemeinen gilt als Regel, dass eine starke Cuticula flach, eine dünne gewellt ist, indem über der Mitte der einzelnen Epidermiszellen Wellenberge, über den Radialwänden

1) Der Ausdruck im Sinne ENGLER's genommen, also gleichbedeutend mit »Tribus« HOOKER's.

derselben Wellenthäler liegen. Diese Erscheinung dürfte darauf zurückzuführen sein, dass eine starke Cuticula dem nach außen drängenden Turgor in der Epidermiszelle genügenden Widerstand zu leisten vermag und so ihre ursprüngliche und naturgemäße, ebene Form bewahrt, eine schwache Cuticula aber vor dem stärkeren Turgor nach außen ausbiegen muss, wo sie nicht durch die Radialwände der Epidermiszellen genügend gehalten wird (Taf. V, Fig. 1 und 4). Von der obigen Regel kommen jedoch auch mancherlei Ausnahmen vor; eine sehr bemerkenswerte bildet die auf der ganzen Blattfläche außerordentlich hoch gewellte Cuticula von *Arctostaphylos glauca* Lindl.

Vielfach fanden sich die Blätter mit einem schuppigen Überzug bedeckt, der sich indessen beim Präparieren leicht fortwischt und dann an mehreren Stellen in kleine Klümpchen zusammenballt; ich halte denselben für eine Art Wachs. Er findet sich wohl nur auf Blättern mit starker oder wenigstens ziemlich starker Cuticula, während er denen mit dünner Cuticula scheinbar immer fehlt; und seine Consistenz hält etwa gleichen Schritt mit derjenigen der Cuticula; er ist also von der größten Beständigkeit bei den *Thibaudieae* (Taf. VI, Fig. 8) und erinnert hier, von der Fläche gesehen, an Fischschuppen. Der Überzug kann die Dicke einer mittelstarken Cuticula erreichen.

Einen besonders reichlichen, aber nicht sehr consistenten Wachsüberzug zeigt die Blattunterseite bei *Andromeda polifolia* L., die infolge dessen weiß bereift erscheint, ebenso die Ober- und Unterseite von *Vaccinium angustifolium* Benth. Das Mesophyll der mit Wachs überzogenen Blätter führt in der Regel einen besonders ölreichen Zellinhalt. Ferner zeigen sich nach Entfernung des Wachsüberzuges auf der Außenseite der Cuticula in der Regel zahlreiche, ganz kleine, punktförmige Wärzchen. Sie bilden in ihrer Gesamtheit eine Art Gerüst, das dem Wachsüberzug eine größere Festigkeit zu geben, ein Zerfließen und Verschieben desselben zu verhindern geeignet ist.

Die Wirkung dieses Überzuges liegt sicher in der Herabsetzung der Transpirationsgröße, worauf außer den vorerwähnten noch der Umstand hindeutet, dass derselbe vornehmlich auf der Blattoberseite ausgebildet ist.

Eine andere Eigentümlichkeit der Cuticula scheint hingegen der Festigung förderlich zu sein. Tschirch beobachtete bei Laubblättern mehrerer Pflanzen, darunter auch *Gaultheria antipoda* Forst., auf der Außenseite der Cuticula eigentümliche Leisten, d. h. schmale, langgestreckte Verdickungen, deren Zweck er dahin deutet, dass sie die Biegungsfestigkeit des Blattes — bekanntlich auch eine Function der Epidermis bez. der Cuticula — erhöhen.

Ich kann diese Beobachtung Tschirch's für *Gaultheria antipoda* Forst. nur bestätigen, zunächst in dem Sinne, dass ich immer über den Gefäßbündeln und parallel deren Verlauf derartige leistenförmige Verdickungen

der Außenseite der Cuticula beobachten konnte. Und gerade diese Übereinstimmung in der Richtung ihres Verlaufes mit dem der Bündel spricht für TSCHIRCH's Annahme. Derartige Leisten finden sich indes noch bei sehr vielen anderen von mir untersuchten Arten, z. B. Taf. IV, Fig. 3 und Taf. V, Fig. 11. Dieselben sind außerdem häufig noch viel deutlicher, mächtiger und verbreiteter, als bei *Gaultheria antipoda* Forst. So ziehen sich z. B. bei allen *Arbutus*-Arten außer *Arbutus Unedo* L. und *Arbutus canariensis* Veill., solche Leisten absatzweise über die ganze Blattoberfläche, und zwar auf beiden Seiten (Taf. IV, Fig. 3). Und dabei scheint meist die Richtung der Spaltöffnungen diejenige der nächstliegenden Leisten solchergestalt zu beeinflussen, dass letztere den Spalten parallel laufen. Einen noch größeren Einfluss auf die Richtung der Leisten scheinen allerdings die Haargebilde, besonders die großen Borstenhaare der *Gaultherieae* zu haben, von welchen aus sie sich oft strahlenförmig hinziehen So scheint diese Anordnung der Cuticularleisten den Zweck anzuzeigen, einerseits dem Spaltöffnungsapparat volle Functionsfreiheit zu wahren und dabei doch der Festigung des Blattes gerecht zu werden, und andererseits den Zweck, letztere durch die Bewegung der — besonders bei den *Gaultherieae* außerordentlich langen — Haare nicht zu sehr beeinträchtigen zu lassen.

Solche Cuticularleisten sind eine bei den *Vaccinioideae*, besonders aber bei den *Arbutoideae* so sehr verbreitete Erscheinung, dass ich sie mit zur Charakterisierung derselben, besonders der *Arbutoideae* — bei welchen sie auch stärker ausgebildet sind —, glaube verwenden zu dürfen; nur wolle man dabei im Auge behalten, dass das Merkmal nicht gerade unbedingt vorkommen muss.

Ich möchte jedoch das Auftreten solcher Leisten anders begründen. Ohne Zweifel sind sie ja geeignet, die Biegungsfestigkeit des Blattes zu erhöhen. Sehen wir jedoch z. B. bei *Arbutus petiolaris* H. B. K. genauer zu (Taf. IV, Fig. 6), so finden wir, dass dasjenige, was äußerlich und flüchtig betrachtet als Cuticularleiste erscheint, in Wirklichkeit nichts anderes ist als eine Ausfaltung der Cuticula, wie das beim Austrocknen der sehr geräumigen Epidermiszellen, bez. bei Wasserentziehung direkt zu beobachten ist; und so kann, scheint mir, ein wiederholtes, relativ schnelles Austrocknen und Zusammensinken der Epidermis den mechanischen Anstoß zur Ausbildung dessen, was später wirklich als Cuticularleiste auftritt, gegeben haben. Wir hätten dann den ursprünglichsten Typus dieser Gebilde bei der Gattung *Arbutus*, die sich überhaupt in der Blattanatomie als vielleicht primitivste Form kundgiebt; von hier aus lässt sich durch die *Andromedeae*, *Gaultherieae* und *Euvaccinieae* eine allmähliche Rückbildung der Leisten verfolgen, bis sie bei den *Thibaudieae* völlig geschwunden sind; hier hat aber auch, wie oben erwähnt, die Cuticula an sich die genügende Festigkeit, oder aber die Festigung des Blattes wird durch andere Einrichtungen hinreichend bewirkt, wovon später.

## 2. Haargebilde.

Die bei den *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* vorkommenden Haargebilde lassen sich in zwei Gruppen bringen. Die Haargebilde haben ja bekanntlich entweder den Zweck, die Cuticula in dem Schutz des Blattes gegen Temperaturschwankungen und übermäßige Transpiration zu unterstützen, oder aber sie fungieren als Secretionsorgane, als über die Blattfläche heraustretende Drüsen. Erstere darf man darum wohl mit Recht als Deckhaare, letztere als Drüsenhaare bezeichnen.

Es giebt allerdings zwischen beiden keine scharfe Grenze. So ähneln z. B. die Deckhaare mancher *Gaylussacia*-Arten täuschend den langgestreckten einreihigen Drüsenhaaren von *Cassiope fastigiata* (Wall.) Don von Nepal. Andererseits erfüllen die Borstenhaare, welche die Gruppe der *Gaultherieae* auszeichnen, bei *Gaultheria tomentosa* H. B. K. ganz sicher die Function von Deckhaaren; vielleicht gilt dasselbe von den Schildhaaren bei *Cassandra*. Trotzdem kann im allgemeinen an der obigen Unterscheidung festgehalten werden. Und schon auf den ersten Blick giebt sich ein Unterschied zwischen beiden zu erkennen. Ein Deckhaar ist aus wenigen — oft nur 1 — langgestreckten, starkwandigen und englumigen, wasserhellen Zellen zusammengesetzt und stellt einen pfriemeligen, glatten oder mit punktförmigen Warzen bedeckten Körper vor. Das Drüsenhaar ist ein gewöhnlich viel voluminöserer, vielzelliger, meist aus mehr oder minder isodiametrischen Zellen bestehender Körper, dessen obere Zellen gewöhnlich dünnwandig und inhaltsreich sind und einen mehr oder minder verbreiterten Teil (Köpfchen u. s. w.) bilden oder — bei fehlendem Köpfchen (*Gaultherieae*) — zu intercellularer Secretion eingerichtet erscheinen. Im übrigen ist jedoch die Form der Drüsenhaare sehr mannigfaltig.

A. Deckhaare. Beobachtet man unter dem Mikroskop den Querschnitt etwa eines Blattes von *Arbutus petiolaris* H. B. K. (Taf. IV, Fig. 6), so sieht man aus der Cuticula, bez. der Epidermiszelle, Fortsätze herausragen, die etwa eine Länge gleich der halben Höhe des Lumens einer Epidermiszelle erreichen und bei oberflächlicher Betrachtung ganz wie ein winziges Haar aussehen. Untersucht man hingegen einen Flächenschnitt, dann erweist sich das vermeintliche Haar lediglich als Querschnitt einer hohen lappigen Cuticularleiste (Taf. IV, Fig. 3), wovon oben schon die Rede war.

Vielfach findet man über und unter den Gefäßbündeln, besonders dem mittleren, die Epidermiszellen an ihrer Mitte weit nach außen ausgebogen, bez. an den Radialwänden tief eingekerbt, eine Erscheinung, welche dem Blattquerschnitt an diesen Stellen gleichfalls ein papillöses Aussehen verleiht, sich aber wohl folgendermaßen erklären lässt: Das zu Gefäßbündeln sich ausdifferenzierende Meristem verliert frühzeitig seine Teilungsfähigkeit oder wenigstens seine Zellen die Fähigkeit, in die Breite, d. h. parallel zur

Blattfläche und senkrecht zum Längsverlauf der Bündel, zu wachsen. Die Epidermiszellen behalten beides etwas länger bei, ohne jedoch den festen Verband mit den Gefäßbündelzellen aufzugeben. Infolge dessen müssen dann eben die Zellmitten nach außen ausbiegen. Das würde sonach lediglich eine Folgeerscheinung ohne bestimmten Selbstzweck sein, wie solche ja zuweilen bei den Pflanzen auftreten. Darum schließe ich auch diese Gebilde aus der Kategorie der Deckhaare aus. Als wirkliche Deckhaare verbleiben uns dann bei den *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* noch 5 Arten.

1. Unter allen untersuchten Pflanzenarten sind die beiden zur Gattung *Agauria* gehörigen dadurch ausgezeichnet, dass die Epidermiszellen ihrer Blattunterseite (Taf. III, Fig. 1) fast sämtlich — natürlich abgesehen von den Schließzellen — hutpilzähnliche, in der Regel genau über der Mitte der Zelle stehende Auswüchse treiben, deren Lumen nahezu dieselbe Größe hat, wie die übrige, eigentliche Epidermiszelle, und mit dieser auch im ununterbrochenen Zusammenhang steht, und deren Cuticula wieder noch einen Kranz sehr zahlreicher, feiner Papillen entwickelt. So ist gewissermaßen vor der eigentlichen Epidermis ein dichter Schleier vorgehängt, welcher das darunter liegende Gewebe gerade so zu schützen vermag, wie etwa ein Gürtel von Vorwerken die Festung schützt. Sollte diese eigenartige Bildung auch bei den *Agauria*-Species sich wiederfinden, die mir nicht zur Hand waren, so hätten wir darin ein Merkmal, welches diese geographisch so isolierte Gattung sehr scharf gegen ihre Verwandten absondert; ich führe dasselbe unter den Gattungscharakteren auf. Dieses Gebilde ist jedenfalls eine Errungenschaft jüngsten Datums und tritt in Gegensatz zu der sonst bei den *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* ganz allgemein verbreiteten, schon oben kurz charakterisierten Form der Deckhaare, welche wiederum 4 Arten zeigt.

2. Die bei den behandelten Unterfamilien vielleicht ursprünglichste Art der Deckhaare finden wir bei der Gattung *Arbutus* (Fig. 1 *A* und Taf. IV, Fig. 3). Hier weisen dieselben einen ganz kurzen, teils in der Epidermis steckenden und allmählich in die Epidermiszellen verlaufenden, zum Teil aber über die Epidermis hervorragenden, aus wenigen, nahezu isodiametrischen Zellen bestehenden Fuß auf, sowie einen sehr langen, pfriemeligen oberen Teil, der sich zusammensetzt aus einigen einreihig angeordneten, durch dünne — öfter aufgelöste — Querwände getrennten, meist stark gestreckten und einen homogenen, im Trockenzustand bräunlichen Zellsaft führenden Zellen mit starker äußerer Wand. Im Verlauf der phylogenetischen Entwickelung war eine doppelte Abänderung dieses Haartypus möglich, eine Complication oder eine Reduction. Wir finden nur die letztere.

3. Das Blatt von *Arctostaphylos tomentosa* (Pursh) Dougl. (Taf. IV, Fig. 9) ist ringsum von einem dichten Haarfilz bekleidet, der fast zur Hälfte aus Drüsenhaaren, zur Hälfte aus Deckhaaren besteht. Letztere nun sind gegenüber denjenigen der nächst verwandten Gattung *Arbutus* insofern

vereinfacht, als der obere Teil fast ausschließlich nur aus einer einzigen, langgezogenen Zelle besteht, der Fuß hingegen wird noch von mehreren, mehr- oder einreihig geordneten Zellen gebildet.

Hierher dürfen gewiss auch die eigentümlichen buckelartigen Erhebungen gerechnet werden, die sich gewöhnlich auf der Blattfläche von *Arctostaphylos Uva ursi* (L.) Spreng. vorfinden, und die aus wenigen, so wie bei *Arctostaphylos tomentosa* (Pursh) Dougl. angeordneten, aber breit gedrückten Zellen bestehen. Man wird diese Zellhöcker auffassen dürfen als Überreste des Fußes von Deckhaaren, umsomehr da derartige Deckhaare sich auch beim alten Blatt der officinellen Bärentraube am Rande noch reichlich vorfinden.

4. Bei einer großen Anzahl von *Andromedeae* und *Euvaccinieae* — Tafel V, Fig. 4 und 6 — hat insofern eine Reduction der unter 2 beschriebenen Deckhaare stattgefunden, als der Fuß völlig geschwunden bez. auf eine einzige Zelle reduciert ist, während der obere Teil mehrzellig bleibt. Das Haar ist in der Weise in der Epidermis befestigt, dass die unterste Zelle zwischen die Oberhautzellen eingekeilt ist; im übrigen aber unterscheidet sie sich von den anderen das Haar bildenden Zellen gar nicht; und ebenso wenig zeigen die sie zunächst umgebenden Epidermiszellen einen Unterschied gegenüber den anderen; es darf daher von einem besonderen, eigentlichen Fuß des Haares keine Rede sein.

5. Die noch übrigen *Andromedeae* und *Euvaccinieae* sowie sämtliche *Gaultherieae* und *Thibaudieae* tragen nur einzellige Deckhaare, die meist entweder dünn und lang (Taf. VI, Fig. 1 und 2) oder kurz, am Grunde dick und starkwandig sind und entweder bis weit zwischen die Epidermiszellen hineinreichen (Taf. V, Fig. 1) oder der Epidermisschicht aufgesetzt erscheinen (Taf. V, Fig. 9 und Taf. VI, Fig. 1, 2, 3, 5b). Zwischen diesen Extremen kommen natürlich alle Übergänge vor; und es kommen endlich auch kurze und dabei dünnwandige (Taf. V, Fig. 1) sowie andererseits lange und zugleich starkwandige vor. Diese Haare entstehen aus Protodermzellen, wachsen aber in anderer Richtung, als die eigentlichen Oberhautzellen, können dabei zugleich mehr und mehr aus deren Reihe nach außen gedrängt werden und so schließlich der Epidermis aufgesetzt erscheinen.

B. Drüsenhaare. Drüsenhaare fehlen typisch nur sehr wenigen zu den *Arbutoideae* oder *Vaccinioideae* gehörigen Arten, wie etwa der *Andromeda polifolia* L., manchen *Pernettya*-Arten, vielleicht auch der *Zenobia speciosa* (Michx.) Don. Hingegen kommt es öfters vor, dass dieselben am alten Blatt abgefallen sind, wie z. B. bei *Agauria*[1]) und den meisten *Agarista*-Species, oder dass diese Haare in einer Weise deformiert sind, welche die

---

1) Ich selbst habe bei *Agauria*, von deren beiden Arten ich nur alte Blätter untersuchen konnte, nie Drüsenhaare gefunden; jedoch spricht Vesque l. c. p. 228 von solchen bei *Leucothoë buxifolia*, d. i. *Agauria bux.* — Auch unter den *Agarista*-Arten

zwischen nahen Verwandten bestehende Übereinstimmung kaum noch vermuten lässt. So sind besonders häufig die den Abschluss der Randzähne darstellenden Haare umgeformt, z. B. bei *Pernettya mucronata* (L.) Gaud. (Taf. IV, Fig. 2), bei *Vaccinium uliginosum* L., bei den Sectionen *Neurodesia*, *Cinctosandra*, *Macropelma*, bei letzterer auch ein Teil der auf der Blattfläche stehenden Drüsenhaare (Taf. V, Fig. 5).

Im einzelnen sind die Drüsenhaare der *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* recht verschieden gestaltet. Ihre genauere Betrachtung gewinnt aber dadurch ein ganz besonderes Interesse, dass erstlich ihre Formen in den einzelnen Gruppen mehr oder minder übereinstimmen und dieselben somit charakterisieren, dass ferner die verschiedenen Formen sich aus einander, bez. aus der ursprünglicheren, ableiten, somit die Verwandtschaft der Gruppen erkennen lassen, dass endlich diese Verwandtschaft übereinstimmt mit der durch die fortschreitende Reduction der Deckhaare und die zunehmende Vervollkommnung der Epidermis sowie durch andere anatomische Thatsachen bekundeten Beziehung, so dass wir schließlich in den Stand gesetzt werden, eine Art phylogenetischer Verwandtschaft aus den Merkmalen der Blattanatomie, speciell aus der Ausbildung der Drüsenhaare abzulesen.

Im ganzen können wir 4 Haupttypen unterscheiden, unter welchen jedoch der dritte, d. i. der Typus der *Andromedeae* und der *Euvaccinieae*, mannigfach abändert.

1. Auch bezüglich der Drüsenhaare scheint die Gattung *Arbutus*, zusammen mit *Arctous*, den ursprünglichsten Typus darzustellen. Den Fuß bildet hier (Taf. IV, Fig. 5) eine sehr große Menge von Zellen, die starkwandig, in der Längsrichtung des Haares gestreckt und in mehreren — nach oben hin an Zahl abnehmenden — Reihen derartig geordnet sind, dass der ganze Fuß das Aussehen eines schwach convergierenden, abgestumpften Kegels gewinnt. Auf diesem sitzt sodann ein unverhältnismäßig kleines Köpfchen aus isodiametrischen, mehr dünnwandigen Zellen. Solche Haare finden sich besonders unterhalb der Mittelrippe und der stärksten Seitenrippen, desgleichen als Abschluss der Randzähne bei allen *Arbutus* sowie auch bei *Arctous* (*Arctostaphylos*) *alpina* (L., Gray) und sie kehren wieder am Blattrande von *Gaultheria Myrsinites* Hook.

Bei den Drüsenhaaren von *Arctostaphylos tomentosa* (Pursh) Dougl. (Taf. IV, Fig. 9) scheint der Fuß schon einigermaßen zurückgebildet, das Köpfchen etwas vergrößert, desgleichen bei der Gattung *Gaylussacia*, deren Arten zum Teil sehr lang-, zum Teil aber auch sehr kurzgestielte Drüsenhaare,

---

fand ich sie nur bei *A. serrulata* (Ch. et Schl.) Don und *A. Nummularia* (Ch. et Schl.) Don, die sich auch sonst noch ziemlich eng an *Euleucothoë* anschließen. Bei den übrigen Arten mögen die jungen Blätter sie wohl ausbilden, im Alter aber verlieren, ebenso wie z. B. *Arctostaphylos Uva ursi* (L.) Spreng. die Deckhaare.

teils beide Arten, teils deformierte Gebilde tragen, teils endlich derselben ganz entbehren. Sehr in die Länge gezogen und sehr dünnwandig ist das Köpfchen bei den Randhaaren von *Enkianthus*, minder auffällig bei den Haaren unterhalb der Mittelrippe von *Gaultheria hispida* R. Br.

Alle hier erwähnten Pflanzen betrachte ich als sehr alte Typen, die Gruppe der *Arbuteae* (*Arbutus*, *Arctous*, *Arctostaphylos*) als älteste der hier einschlägigen,, die Arten *Gaultheria hispida* R. Br. und *Gaultheria Myrsinites* Hook. als zu den ältesten *Gaultherieae* gehörend, *Enkianthus* als eine der ältesten Gattungen der *Andromedeae* und die hier einschlägigen *Gaylussaciae* als sehr alte *Euvaccinieae*. Die genealogisch jüngste Gruppe der *Thibaudieae* (in der nachfolgenden Umgrenzung) hat nur Drüsenhaare des unter 4 erwähnten jüngsten Typus.

2. Gerade wie die Deckhaare, haben auch die Drüsenhaare mannigfache Abänderungen erfahren, als deren Grundtendenz gleichfalls eine Reduction sich kundgiebt.

Bei den *Gaultherieae* zunächst ist das — bei den *Arbuteae* ja ohnehin kleine — Köpfchen reduciert worden; ja von allen 63 untersuchten *Gaultherieae* zeigen nur die beiden oben erwähnten ein wirkliches Köpfchen — wenn wir absehen von den randständigen Haarstummeln bei *Pernettya mucronata* (L.) Gaud. (Taf. IV, Fig. 2), von deren teilweiser Übereinstimmung mit analogen Gebilden bei gewissen *Vaccinioideae* schon oben die Rede war. Hingegen ist der Fußteil der Drüsenhaare bei den *Gaultherieae* zu einem sehr beträchtlichen, rein kegelförmigen Borstenhaar entwickelt (Taf. IV, Fig. 4). Und es sind diese Borstenhaare, die gewöhnlich nicht blos als Abschluss der Randzähne, sondern namentlich auch auf der Unter-, öfters aber auch auf der Oberseite — und zwar nicht blos, wie das meist für die *Arbuteae* galt, an den Gefäßbündeln — auftreten, ein sehr charakteristisches Merkmal, welches diese Gruppe gegen die übrigen *Arbutoideae* sowie gegen die *Vaccinoideae* scharf abscheidet. Allerdings zeigen auch die beiden Arten *Oxydendron arboreum* (L.) D.C. und *Epigaea repens* L. (Taf. III, Fig. 5), die in der Systematik unter den *Andromedeae* stehen, ziemlich ähnliche Borstenhaare. Das sind aber zwei Arten, die auf Grund der Blattanatomie nirgends so recht untergebracht werden können. Auch *Pieris floribunda* (Pursh) Hook. f. trägt am Rande entlang zahlreiche derartige Borstenhaare, jedoch bedingen andere anatomische Blattmerkmale ganz bestimmt die Zugehörigkeit dieser Pflanze zu den echten *Andromedeae*.

Zwei hierher gehörige Arten, *Gaultheria ferruginea* Ch. et Schl. und *Gaultheria tomentosa* H. B. K., entwickeln die Haare in außerordentlich großer Menge, so dass dieselben, besonders bei letzterer Art, auf der Ober- wie namentlich der Unterseite einen mächtigen Haarfilz bilden. Es wird daher nicht Wunder nehmen, dass bei diesen beiden Arten die einzelnen Haare weiter zurückgebildet sind dergestalt, dass bei *Gaultheria ferruginea* Ch. et

Schl. die Zellen nur noch am Grunde in 2—4, bei *Gaultheria tomentosa* H. B. K. sogar durchgehends nur in 2 Reihen angeordnet sind, während dieselben sonst gewöhnlich am Fuß in vielen — bis 12 und noch mehr — Reihen stehen; zudem sind hier die Haare nicht, wie gewöhnlich, steif, borstenartig, sondern wollhaarig gekräuselt.

3. Im Gegensatz zu den *Gaultherieae* findet sich bei den meisten *Andromedeae* (Fig. 2 und Taf. III, Fig. 6—10) und vielen *Euvaccinieae* (Taf. V, Fig. 2) gerade das Köpfchen sehr hoch entwickelt, an Volumen den Fuß überragend. Dabei werden gewöhnlich, besonders bei den *Euvaccinieae*, die Zellen des Fußes minder starkwandig, zuweilen selbst dünnwandig und überdies isodiametrisch, ja mitunter sogar in der Längsrichtung des Haares zusammengedrückt und stehen gewöhnlich nur in 2 Reihen. Das Köpfchen aber ist sehr verschieden gestaltet. Bei einzelnen, wie bei *Lyonia ligustrina* (L.) D. C. (Taf. III, Fig. 9), bei der Section *Eupieris* und bei *Pieris mariana* (L.) Hook. f. u. s. w., ist es sehr lang gezogen, desgleichen dann auch einigermaßen die einzelnen Zellen und diese überdies zweireihig; bei *Cassiope fastigiata* (Wall.) Don (Taf. III, Fig. 6) und *C. selaginoides* Hook. f. et Th. (Fig. 2*B*) sogar nur einreihig angeordnet. Bei der großen Mehrzahl der hierher gehörigen Arten ist das Köpfchen keulenförmig und die Zellen isodiametrisch, z. B. bei *Vaccinium Myrtillus* L. und *Vaccinium Vitis idaea* L. (Taf. V, Fig. 2). Verkürzt sich das Köpfchen noch mehr, so wird es schließlich nahezu kugelig, wie bei den *Pieris*-Sect. *Portuna* und *Phillyreoides* (Taf. III, Fig. 8), bei mehreren *Cassiope*-Arten (Fig. 2*A*), bei welchen dasselbe von einer einzigen, fast kappenförmig aufgesetzten Endzelle abgeschlossen wird. Bei einigen zur Sect. *Cyanococcus* gehörigen Vaccinien verbreitert sich das Köpfchen und nimmt die Gestalt eines stark abgeplatteten Rotationsellipsoides an (Taf. V, Fig. 4); zugleich vertieft sich dann gewöhnlich die Epidermis unterhalb des Drüsenhaares. Am weitesten aber geht die Reduction des Längendurchmessers und damit zugleich die Zunahme des Querdurchmessers bei den Haaren von *Cassandra calyculata* (L.) Don, *Cassandra ferruginea* (Walt.) m. [= *Lyonia ferruginea* (Walt.) Nutt. + *L. rigida* (Pursh) Nutt.] und *Cassandra jamaicensis* (Swartz) m. [= *Lyonia jamaicensis* (Swartz) Don + *L. fasciculata* (Sw.) Don]. Statt des Köpfchens erscheint hier (Taf. III, Fig. 7) ein scharfrandiger, schüsselförmiger, durchaus fast nur aus einer Schicht platter, ein wenig quergestreckter Zellen bestehender Schild, an dessen Mitte ein kurzer Fuß befestigt ist; dieser besteht aus 2 bis 5(?) Reihen[1]) von stark plattgedrückten, ziemlich starkwandigen, bis unter die Epidermis sich fortsetzenden Zellen; und das ganze Schildhaar

1) Da hier die Fußzellen so außerordentlich platt gedrückt sind und zudem, wie es scheint, etwas schief liegen, so lässt es sich schwer constatieren, ob der Tangentialschnitt nicht etwa mehr Zellen getroffen hat, als Radialreihen vorhanden sind; möglichenfalls sind der letzteren nur 2 vorhanden.

sitzt in einer kreisförmigen Vertiefung der Epidermis der Ober- oder Unterseite des Blattes.

4. Am weitesten entfernen sich von dem Grundtypus der *Arbuteae* die Drüsenhaare, wie sie bei den ostindischen Gattungen *Epigynium* Kl. (nach Hook. f. eine Section von *Vaccinium*) und *Agapetes* sowie bei sämtlichen *Thibaudieae* sich vorfinden (Taf. V, Fig. 3 und Taf. VI, Fig. 1, 2, 4). Dieselben bestehen bei den amerikanischen echten *Thibaudieae* aus zwei Reihen, bei den vorerwähnten ostindischen Gattungen aus 2, 3 oder mehr Reihen isodiametrischer oder in der Längsrichtung des Haares zusammengedrückter, dünnwandiger Zellen und stellen ein etwa zungenförmiges Gebilde vor, welches eine Sonderung in Fuß und Kopf nicht mehr deutlich erkennen lässt. Zudem ist dieses Zungenhaar fast immer parallel der Mittelrippe nach der Blattspitze hin umgebogen[1]), legt sich sehr oft der Epidermis hart an und verwächst in seinem unteren Teile, zuweilen sogar in seiner ganzen Längsausdehnung, mit derselben; ja bei manchen *Epigynium*- und *Agapates*-Arten (Taf. V, Fig. 7) sinkt das Haar derart in eine Vertiefung der Epidermis ein, dass seine Zellen mit denjenigen der Epidermis in gleicher Höhe liegen, selbst von ihnen schließlich überwallt werden, wie bei *Vaccinium* (*Epigynium*) *myrtoideum* (Blume) Hook. f. Während also bei den *Arbuteae* die secernierenden Zellen möglichst weit über die Epidermis herausgehoben werden durch den sehr langen Fuß, werden sie hier derselben möglichst genähert; und so entsteht aus dem Drüsenhaar schließlich eine Art Hautdrüse, ja bei *Vaccinium myrtoideum* (Blume) Hook. f. eine sogar fast als innere zu bezeichnende Drüse.

Lässt man diese Drüsenhaare als systematisches Merkmal gelten, wie ja auch die Deckhaare in gewissem Grade sich als solches geltend machen, so würde — bei alleiniger Berücksichtigung desselben — allerdings wenigstens ein Teil der von Hooker f. zu den Gattungen *Agapetes* und *Pentapterygium* gerechneten Arten zu den *Thibaudieae* zu stellen sein; es gehörte dann aber mit gleichem Recht auch die Gattung (resp. Section) *Epigynium* Kl. dahin. In anderen Punkten jedoch, z. B. in der Epidermis und dem Assimilationssystem, unterscheiden sich die Blätter aller dieser Pflanzen sehr bedeutend von den amerikanischen eigentlichen *Thibaudieae*; überdies weichen ja auch die Drüsenhaare der ersteren von denen der letzteren wenigstens in der Zahl der Zellreihen ab.

### 3. Eigentliche Epidermis.

Während die Haargebilde sich als ein sehr brauchbares systematisches Merkmal erwiesen, gilt dies — wie bei der Cuticula — von der eigentlichen Epidermis nur in bescheidenerem Maße; gerade wie jene, unterliegt auch

1) In dieser Stellung lässt es sich natürlich auf der Abbildung eines senkrecht zum Hauptbündel gelegten Schnittes nicht in seiner ganzen Ausdehnung darstellen.

sie vornehmlich dem Einfluss des Standortes. Und nur, wenn dieser dauernd derselbe bleibt, ist es möglich, dass größere Abteilungen eine übereinstimmende, besonders geartete Epidermis besitzen. Das gilt z. B. von den *Thibaudieae* (nach meiner Umgrenzung), die seit ihrem Entstehen aus dem eng umschriebenen Gebiet zwischen Mexiko und Peru nicht herausgekommen sind, oder auch von den *Arbuteae* (nach meiner Umgrenzung), welche überhaupt noch nicht in Gebiete eingedrungen sind, in denen sie einer besonders hoch entwickelten Epidermis bedürften, bei denen vielmehr andere Hilfsmittel ausreichten.

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man sich versucht fühlen, 2 Haupttypen zu unterscheiden, eine einschichtige und eine zwei- bis mehrschichtige Epidermis. Bei genauerer Erforschung aber zeigt sich, dass die Unterschiede zwischen den Untertypen desselben solchergestalt bestimmten Haupttypus etwa ebenso groß sind, als die zwischen denen der beiden Haupttypen. Ich gehe daher im Nachfolgenden von der ursprünglichsten Form der Epidermis aus und will versuchen, sie durch alle vorkommenden Stufen der Entwickelung bis zu ihrer höchsten Vervollkommnung zu verfolgen. Es will mir aber scheinen, als ob sodann eine Rückbildung der Epidermis eingetreten sei, während zugleich das Assimilationsgewebe ihre Functionen zum Teil übernommen und sich demgemäß differenziert hat. Als leitenden Gesichtspunkt fasse ich dabei die beiden Hauptfunctionen der Epidermis auf, dass sie nämlich einmal das Mesophyll gegen äußere, besonders Temperatureinflüsse zu schützen und dann dem Blatt eine gewisse Festigkeit zu geben bestimmt ist. Und ich betrachte zunächst die Epidermis der Blattoberseite, weil diese fast ausschließlich weiter entwickelt ist, als die der Unterseite, und sich darum die Betrachtung der letzteren mit kurzen Worten an die der ersteren wird anschließen lassen.

1. Auf der ersten Stufe ihrer Entwickelung bleibt die Epidermis so lange stehen, als nicht besondere Ansprüche in der einen oder anderen Richtung an dieselbe gestellt werden. Hier besteht, wie z. B. bei unserem *Vaccinium Myrtillus* L. oder *Arctous alpina* (L., Gray) die Epidermis aus einer Schicht von dünnwandigen, niedrigen, breiten Zellen, die in der Flächenansicht bald nahezu unregelmäßig-polygonal, bald mit verbogenen Radialwänden (Tafel V, Fig. 11), bald tief buchtig (Tafel V, Fig. 10) erscheinen. Da letzterer Umstand die Festigkeit des Zellgefüges erhöht, so ist bereits bei diesem einfachsten Typus ein — allerdings noch individuelles — Streben nach Vervollkommnung in dieser einen Richtung zu erkennen. Eine solche Ausbildung der Epidermis fand ich bei allen zur Sect. *Euvaccinium* gehörigen Arten, ferner bei *V. pennsilvanicum* Lam., *V. canadense* Kalm, *V. erythrocarpon* Michx., *Enkianthus himalaicus* Hook. f. et Th., *E. cernuus* (Sieb. et Zucc.) Hook. f. et Th. und einigen anderen. Das sind aber sämtlich Pflanzen aus gemäßigten Klimaten mit genügenden und nicht lange unterbrochenen Niederschlägen.

Schon bei diesen Arten tritt dann und wann eine individuelle Vervollkommnung der Epidermis nach einem der beiden folgenden Typen hin ein.

2. Bei den Vaccinien der Sect. *Cyanococcus*, bei der Gattung *Gaylussacia* und anderen Arten sind die Epidermiszellen auch noch dünnwandig, aber 2—3mal so hoch wie beim ersten Typus. Bekanntlich dient aber die Epidermis als Wasserspeicher, was ich natürlich wiederholt an der im Querschnitt welligen Faltung der Radialwände — mögen dieselben dünn, wie hier, oder bis zu einem gewissen Grade stark sein — erkennen und durch das »blasebalgähnliche Spiel« bei Wasserentziehung nachweisen konnte. Beachten wir nun, dass z. B. die erwähnte Sect. *Cyanococcus* in den mittleren und südlichen atlantischen Vereinigten Staaten, *Gaylussacia* auf den brasilianischen Gebirgen heimisch ist, dass ferner auch die anderen hierher gehörigen Arten unter ähnlichen Klimaten vegetieren; alsdann erscheint uns die Höhenzunahme der Epidermiszellen recht schön den erhöhten Ansprüchen an die Wasserversorgung angepasst. Und die einzige scheinbare Ausnahme, dass nämlich *Vaccinium pennsilvanicum* Lam. und *V. canadense* Kalm aus der Sect. *Cyanococcus* verhältnismäßig nur flache Epidermiszellen aufweisen, dient gerade zur Bestätigung unserer Auffassung, da gerade diese Arten unter allen zur Sect. *Cyanococcus* gehörigen am weitesten nach Norden vordringen.

3. Es können aber auch die an die Epidermis gestellten Ansprüche behufs Festigung des Blattes sich vergrößern. Da ich auf diesen Punkt noch mehrfach zurückkommen muss, so sei mir hier zunächst eine allgemeinere Bemerkung gestattet.

Bekanntlich stehen die verschiedenen Gewebesysteme der Pflanze untereinander in einer mehrfachen Wechselbeziehung. Diese bedingt es, dass bei Rückbildung oder ungenügender Ausbildung des einen Systems dessen Functionen von einem anderen übernommen werden, bez. dass eine Rückbildung eines Systems erst eintritt, wenn seine Function von einem anderen besorgt wird, falls sie nicht überhaupt nur in minderem Grade erfüllt zu werden braucht. In einer solchen Wechselbeziehung stehen im Laubblatt die Epidermis samt Cuticula und das mechanische System. Beide haben für die Festigkeit des Blattes zu sorgen, das mechanische System — cf. Haberlandt — für die Biegungsfestigkeit, das Hautsystem für die Biegungs- und Schubfestigkeit. Und diese Function der Epidermis ist keineswegs eine bloße Nebenfunction, besonders dann nicht, wenn das mechanische System relativ ungenügend ausgebildet ist, wie solches von den sog. »eingebetteten«, d. h. nicht bis an die Epidermis heranreichenden Bündeln gilt. In solchen Fällen aber sorgt die Epidermis dadurch in erhöhtem Maße für die Festigung des Blattes, dass eine größere Menge von Zellwandmasse ausgebildet wird. Das kann aber unter sonst gleichen Verhältnissen in doppelter Weise geschehen. Es können bei gleich bleibender Größe der

einzelnen Zellen die Wände sich verdicken; es können aber auch neue Zellwände sich bilden, die Zellen sich teilen, ohne dabei zu wachsen, so dass also derselbe Raum, welcher vorher von einer einzigen Zellhaut umschlossen wurde, noch von mancherlei Querwänden durchzogen und so in mehrere Zellen geteilt ist. Es können endlich beide Möglichkeiten combiniert auftreten; und thatsächlich fand ich zumeist das letztere.

Sonach besteht die Epidermis des dritten Typus aus niedrigen, englumigen Zellen mit meist mehr oder minder verdickten Wänden. Hierher gehören mehrere *Arctostaphylos*-Arten, deren Bündel zwar »durchgehend« sind, aber wegen ihrer geringen Breitenausdehnung und der spärlichen sklerenchymatischen Elemente nicht sonderlich viel zur Festigung beitragen, ferner *Chiogenes hispidula* (L.) Torr. et Gray, die *Cassiope*-Arten und eine größere Anzahl anderer *Andromedeae.*

4. Erhöhen sich nunmehr die an die Epidermis gestellten Ansprüche gleichzeitig nach beiden Richtungen, so bildet sich durch Combination der beiden letzten Typen der vierte und höchste Typus einer einschichtigen Epidermis aus, wenn auch freilich nicht immer in gleicher Vollkommenheit. Die Epidermis besteht dann aus hohen, mehr oder minder dickwandigen und engen Zellen. Und diese Entwickelung schreitet mitunter so weit, dass die Epidermiszellen höher und etwa ebenso eng, wie die anliegenden Palissadenzellen werden, wie bei *Vaccinium Moritzianum* Kl. oder in nicht so hohem Grade bei *Vaccinium polystachyum* Benth. (Taf. V, Fig. 9). Dieser Typus ist — wenn auch allerdings nicht immer so vollkommen, wie bei den erwähnten Arten — überhaupt der Sect. *Vitis idaea* eigen, deren Verbreitungs- und wohl auch Entwickelungs-Centrum von Mexiko bis Peru reicht; ferner findet er sich z. B. noch bei *Arbutus Unedo* L., *Oxycoccus macrocarpus* (Ait.) Pers., *Pernettya serpyllifolia* (Lam.) D.C. u. s. w.

Natürlich sind die einzelnen vorerwähnten Typen nicht so scharf gegen einander abgegrenzt, als es nach der vorstehenden Auseinandersetzung scheinen könnte. So mag es z. B. zweifelhaft erscheinen, ob man die amerikanischen *Arbutus*-Arten zum zweiten oder vierten Typus ziehen soll. Dergleichen Zwischen- und Übergangsformen finden sich ja aber in der Natur allenthalben; und es kommt eben lediglich darauf an, die besonders differenten Fälle hervorzuheben.

5. Der fünfte Typus (Taf. III, Fig. 2) ist in doppelter Hinsicht interessant, einmal morphologisch als Übergang von der einschichtigen zur zweischichtigen Epidermis, und dann systematisch, weil er die Sect. *Euagarista* vor allen anderen von mir untersuchten *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* absolut auszeichnet, in dem Sinne, dass eine Pflanze, deren Epidermis nach diesem Typus gebaut ist, eben nur eine *Euagarista* sein kann[1]), während

1) Nur bei *Agauria* — Taf. III, Fig. 1 — finden sich ganz vereinzelt Anfänge zu einer *Agarista*-ähnlichen Epidermis; aber gerade sie steht auch überhaupt der letzteren Gattung am nächsten.

allerdings die beiden schon p. 144 als einigermaßen abseits stehenden Arten *Agarista serrulata* (Ch. et Schl.) Don und *A. Nummularia* (Ch. et Schl.) Don auch an diesem Merkmal nicht teilnehmen. Denken wir uns etwa in der Epidermis von *Vaccinium polystachyum* Benth. (Taf. V, Fig. 9) hin und wieder, bald mehr bald minder häufig, Epidermiszellen durch eine, seltener zwei mehr oder weniger tangential oder auch einigermaßen schief verlaufende Wände in zwei, bez. drei über einander stehende Zellen secundär geteilt, ohne dass diese noch merklich weiter wachsen, dann erhalten wir genau das Bild, welches die Epidermis der meisten *Agarista*-Arten (Taf. III, Fig. 2) zeigt[1]). Offenbar ist der Fall nicht ausgeschlossen, dass alle Epidermiszellen solchergestalt secundäre Teilungen eingehen, wie das bei manchen *Agarista*-Arten nahezu der Fall ist. Wir würden dann eine zwei- bis mehrschichtige Epidermis erhalten, die durchgehends lediglich protodermalen Ursprungs wäre.

Bei anderen, z. B. bei mehreren *Gaultheria*-Arten, bei *Agauria buxifolia* (Com.) Hook. f. u. s. w., sieht man hinwiederum direkt die oberste Pallisadenschicht in Epidermiszellen übergehen, so dass dann gleichfalls eine zwei- bis mehrschichtige Epidermis zustande kommt.

Nicht immer ist jedoch bei den nachfolgenden Typen der Ursprung der inneren epidermalen Zellschichten so deutlich zu erkennen. So viel aber ist gewiss, dass sowohl durch den eben besprochenen, wie durch die nachfolgenden Typen für die Festigung des Blattes in noch höherem Grade gesorgt sein mag, wie durch eine hohe einschichtige, wenn auch englumige Epidermis, und dass zugleich die Wasserspeicherung gefördert ist, insofern nunmehr eine noch weitergehende Differenzierung der Epidermis eintreten kann.

Übrigens sind sowohl in dem eben erwähnten wie bei den folgenden Typen die Wände der Epidermiszellen immer mehr oder weniger verdickt und getüpfelt.

---

1) Den hohen systematischen Wert solcher scheinbar geringfügigen anatomischen Merkmale mag folgendes Beispiel beleuchten: Aus dem hiesigen Herbar der Schlesischen Gesellschaft erhielt ich eine von MIQUEL bestimmte Pflanze: *Gaylussacia pulchra* Pohl, Brasilien. P. CLAUSSEN 1842. Ed. R. F. HOHENACKER. Dieses Exemplar zeigte die oben charakterisierte Epidermis; und darum war es mir schon sofort klar, dass dies keine *Gaylussacia* sein könnte, sondern eine *Agarista* sein müsste. Auch fanden sich nachher noch andere Gründe, welche diese Überzeugung bestätigten, und von denen später die Rede sein wird. Ich notierte daher die Pflanze als *Agarista* Sp.? — Später fand ich, dass MEISSNER in der Flora brasiliensis VII p. 157 unter *Leucothoë Sprengelii* Don, welche ich später als *Agarista revoluta* (Spreng.) aufführen werde, Folgendes bemerkt:

»*α. Sellowii* = *Andromeda revoluta* Spreng. = *Gaylussacia pulchra* Miq. in Pl. Claussen. ed. HOHENACK. n. 2012 (non Pohl).

Ob diese Pflanze mit der obigen identisch ist, weiß ich nicht genau, vermute es jedoch; aus diesem Grunde führe ich die obige nicht auf in der später folgenden systematischen und pflanzengeographischen Tabelle.

6. Als nächsten Typus erachten wir diejenige zweischichtige Epidermis, bei der die Zellen der beiden Schichten weder an Größe noch Gestalt noch in anderen Punkten erheblich von einander abweichen.

Die Zellwände sind allseitig gleichmäßig verdickt und, wie erwähnt, mehr oder minder getüpfelt, bald mehr eng- bald weitlumig. Wir finden eine solche Epidermis bei vielen *Gaultherieae*, z. B. *Pernettya mucronata* (L.) Gaud.

7. Von neuem tritt eine Weiterbildung dadurch ein, dass die Zellen der Innenschicht diejenigen der Außenschicht an Höhe und mehr noch an Weite überragen (Taf. III, Fig. 1 und Taf. VI, Fig. 5 und 8), indem sich in der Außenlage — vielleicht wohl durch secundäre Bildung — eine größere Zahl von Radialwänden ausbildet, als in der inneren. Diese Art Epidermis weisen mehrere *Gaultherieae*, *Vaccinium coriaceum* (Blume) Miq., mehrere *Disterigma*-Arten u. s. w. auf. Zugleich lehrt bei den letzteren der direkte Augenschein die Entstehungsweise des also differenzierten Gewebes. Ein Blick auf Taf. VI, Fig. 5*a*, *b*, *c*, dürfte uns von Folgendem überzeugen: Eine in der Längsrichtung des Blattes gestreckte Protodermzelle teilt sich zunächst durch eine Tangentialwand in zwei gleich stark in die Breite wachsende Zellen. Während aber die untere sich auch noch in radialer Richtung vergrößert, bez. bereits bei der Teilung höher wurde, als die obere, teilt sich diese durch zahlreiche, parallel laufende und senkrecht zur Längsrichtung des Blattes gestellte Radialwände in eine große Zahl von Zellen, die sonach alle in der Richtung dieser Wände gestreckt erscheinen.

Bei einer derartigen Differenzierung übernimmt die äußere Epidermisschicht vornehmlich die Festigung, die innere die Wasserspeicherung. Letztere stellt den Beginn eines »epidermalen Wassergewebes« dar, das von hier aus sich in doppelter Richtung weiter entwickeln kann.

8. Es kann neuerdings der an die Epidermis gestellte Anspruch auf Festigung sich erhöhen; so z. B. bei der weitaus größten Zahl der von mir untersuchten echten *Thibaudieae* (*Macleania*, *Psammisia*, *Eurygania*, *Ceratostema*, *Cavendishia* u. a.), deren Assimilationsgewebe so zartwandig ist, dass es in sich nur einen relativ minimalen Halt besitzt und darum zur Festigung des Blattes nur äußerst wenig beiträgt, bei welchen zudem die Gefäßbündel vielfach »eingebettet« sind, d. h. gar nicht an die Epidermis heranreichen und also durchaus nicht genügen, um dem Blatt, besonders dem Assimilationsgewebe, den nötigen Halt zu geben. Zwar haben diese Blätter sämtlich eine starke bis sehr starke und feste Cuticula; es scheint aber, als ob diese und die blos gewöhnliche Dickwandigkeit der beiden Epidermisschichten noch nicht genügte, um das so zarte Mesophyll gegenüber den ganz besonderen klimatischen Verhältnissen von Peru und den angrenzenden Ländern intakt zu erhalten. Daher finden wir bei ihnen (Taf. VI, Fig. 4) die innerste unmittelbar an das Palissadenparenchym

anstoßende Tangentialwand der unteren Epidermisschicht stark, mitunter sogar sehr stark verdickt, und diese Verdickung setzt sich in der Regel mehr oder minder weit auf die Radialwände fort. So erscheint das zarte Assimilationsgewebe in ein — passend mit einer Endodermis vergleichbares — fast absolut unverrückbares Gebäude eingebettet, von dessen Festigkeit man sich, wie oben schon bemerkt, beim Präparieren recht klar überzeugen kann.

Eine ähnliche außerordentliche Verdickung der inneren Tangentialwand zeigt auch die einschichtige Epidermis von *Cassandra ferruginea* (Walt.) m. (Taf. III, Fig. 7) und die der Blattunterseite von *Pieris phillyreaefolia* (Hook.) D. C. u. a.; ähnlich gebaut ist auch die sonst eher dem 6. Typus beizuzählende Epidermis von *Cassandra jamaicensis* (Swartz) m. u. a.

Endlich kann das Wassergewebe bei mehreren Arten — cf. systemat. Teil — auch zwei- bis mehrschichtig werden und dabei die ganz besondere Verdickung der innersten Tangentialwand bestehen bleiben, z. B. bei *Psammisia nitida* Klotzsch u. a.

Unterscheiden muss man jedoch von dem vorstehend charakterisierten Wassergewebe den Fall, in welchem stellenweise ein Teil der obersten Palissaden-, bez. der untersten Schwammparenchymzellen ihren Chlorophyllgehalt mehr und mehr verliert und dabei starkwandig wird, wie z. B. bei *Gaylussacia pinifolia* Ch. et Schl. (Taf. V, Fig. 12) und anderen *Gaylussacia*- sowie mehreren *Agarista*-Arten; hierauf komme ich später nochmals zurück.

9. Eine andere Weiterbildung des Typus 7 besteht darin, dass das Wassergewebe mehrschichtig wird, die Zellwände aber nahezu dünnwandig bleiben oder doch nicht einseitig verdickt werden (Taf. VI, Fig. 3 und 9*b*). Es ist ein- bis zweischichtig bei *Vaccinium polyanthum* Miq. aus der ostindischen Sect. oder Gattung *Epigynium*, sowie bei mehreren *Disterigma*-Arten, durchgehends wenigstens zweischichtig bei den übrigen *Disterigma*-Species, bei *Satyria Warszewiczii* Kl. und *Satyria chlorantha* Kl., endlich bei *Vaccinium Blumeanum* m. = *Thibaudia floribunda* Blume = *Epigynium floribundum* Klotzsch. Die Zellen dieses so recht typischen Wassergewebes zeigen bei riesigen, nach allen Richtungen etwa gleich bleibenden Dimensionen meist eine Form, die vielleicht am passendsten mit einem regulären Ikosaëder verglichen werden könnte. Es ist vielleicht schon diese Form eine Bürgschaft dafür, dass wir es hier mit einem durch Differenzierung der Epidermis[1]) entstandenen Wassergewebe zu thun haben. Ein wichtigerer Grund aber, welcher den epidermalen Ursprung des eben be-

1) Später werden wir auf ein anderes subepidermales, typisches Wassergewebe zu sprechen kommen, welches sich unzweifelhaft als durch Differenzierung der Palissadenschicht entstanden erweisen wird.

sprochenen Wassergewebes erkennen lässt, liegt in dem Umstande, dass bei so nahen Verwandten, wie z. B. bei den Arten von *Disterigma*, sich ganz allmähliche Übergänge von dem Typus 7, für welchen wir den epidermalen Ursprung der unteren Schicht wahrscheinlich zu machen suchten, zu dem Falle von *Disterigma acuminatum* (H. B. K.) finden, bei welchem ein zwei- bis vierschichtiges Wassergewebe vorliegt.

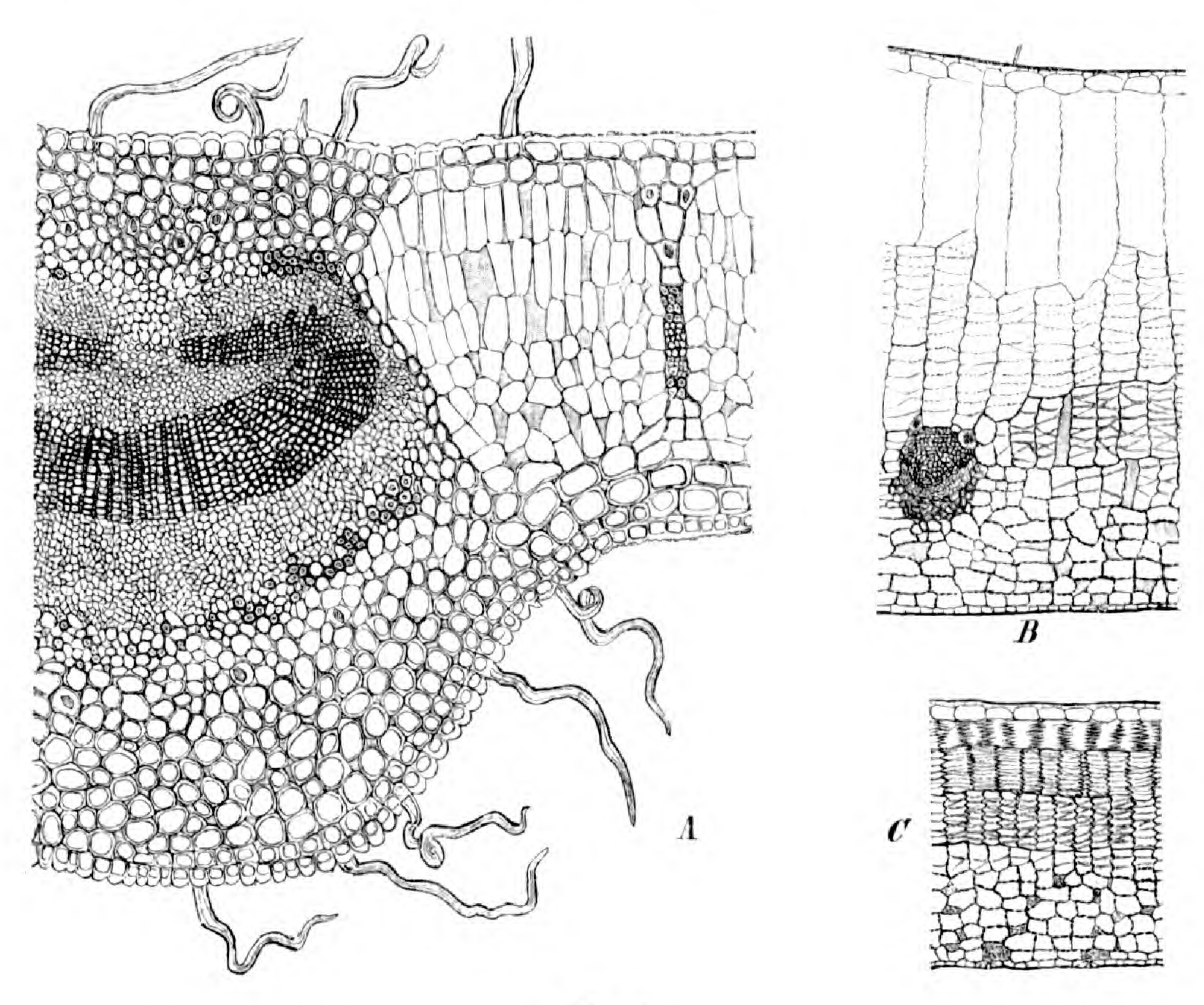



Fig. 1.
*A.* Mittleres Gefäßbündel von *Arbutus mollis* H. B. K. (vergr. 98 mal). *B* und *C.* Querschnitte von *Sophoclesia nummulariaefolia* Kl. (vergr. 36 mal); *B.* Blatt wasserhaltig, *C.* bei Wasserverlust.

10. Schließlich bleibt uns noch der in Fig. 1 *B* und *C* und Taf. VI, Fig. 1 und 2 kenntliche Typus zu betrachten, bei welchem nach meinem Dafürhalten eine Rückbildung der Epidermis stattfindet. Bei den Arten *Themistoclesia pendula* (Moritz) Klotzsch, *Themistoclesia Humboldtiana* (Kl.) m. = *Macleania Humboldtiana* Kl. und andererseits bei den Gattungen *Sphyrospermum* und *Sophoclesia* wird nämlich die Festigung des Blattes sowie die Wasserspeicherung vom Assimilationssystem übernommen, wie genauer bei der Betrachtung des Assimilationssystems angegeben werden wird; für jetzt genüge ein Blick auf die erwähnten Figuren. Wir sehen da die Wände der Epidermiszellen wieder dünner werden, ihr Lumen abnehmen, und bemerken ganz besonders bei den Gattungen *Sphyrospermum* und *Sophoclesia* mit dem mächtigen, aus dem Pallisadenparenchym heraus entwickelten Wassergewebe, dass das Zelllumen der oberen Epidermisschicht auf

ein Minimum reduciert, die Zellen ganz platt, tafelförmig gestaltet sind; ihre Ausbildung könnte sehr wohl ganz unterbleiben und würde es vielleicht, wenn nicht das Blatt den Trieb, eine zweischichtige Epidermis auszubilden, ererbt hätte.

Das bis jetzt Mitgeteilte bezieht sich, wie eingangs bemerkt wurde, zunächst auf die Epidermis der Oberseite, falls nicht ausdrücklich derjenigen der Blattunterseite Erwähnung geschah. Von dieser letzteren gilt im allgemeinen, dass sie meist gegenüber der ersteren um eine oder mehrere Stufen zurückbleibt, was die Wasserspeicherung anlangt. Hingegen ist bei ihr in gleichem oder vielmehr noch höherem Grade als auf der Oberseite für die Festigung gesorgt. Ihre Zellen sind meist kleiner, d. h. sowohl niedriger als enger, die Zellwände ebenso stark, ja zuweilen stärker verdickt, als auf der Oberseite. Und das erscheint verständlich. Denn einmal führt, mit ganz vereinzelten Ausnahmen, nur die Unterseite Spaltöffnungen; und was die so geschaffenen Risse dem Gewebe an Festigkeit rauben, muss durch zahlreichere, enger stehende, bez. stärker verdickte Zellwände ersetzt werden. Sodann grenzt auch an die untere Epidermis das lückenreiche Schwammparenchym, während sich in der Nachbarschaft der oberen die immerhin doch fester gefügten Pallisadenzellen befinden; zum Ersatz hierfür sind freilich die Wände des Schwammparenchymes meist stärker als die der Pallisadenzellen, wovon später. Endlich aber ist die Cuticula der Unterseite, wie bereits erwähnt, fast ausnahmslos dünner, als die der Oberseite. Dieses Zurückbleiben der Cuticula sowohl wie der Epidermis erklärt sich wohl daraus, dass die Blätter der untersuchten Arten nur von der Oberseite — falls überhaupt — besonnt werden; und gerade bei den wenigen isolateralen, also beiderseits besonnten Blätter stimmen auch Epidermis und Cuticula von beiden Seiten überein (Taf. IV, Fig. 9).

Schließlich seien noch einige besondere interessante Fälle erwähnt. Bei *Arctous alpina* (L., Gray) liegen in der unmittelbaren Nähe der Gefäßbündel auf der Blattunterseite überaus große Epidermiszellen, die unzweifelhaft als Wasserspeicher fungieren; sie geben dem Blatte den eigentümlichen glasartigen Schimmer und tragen wesentlich dazu bei, dass sich beim Präparieren die untere Epidermis so leicht vom Mesophyll loslöst.

Ganz außergewöhnlich ist ferner die eigentümliche, netz- bis spiralfaserige Verdickung der sämtlichen Wände der oberen Epidermiszellen bei *Gaylussacia pinifolia* Ch. et Schl. (Taf. V, Fig. 12). Diese Verdickungsleisten hängen so wenig innig mit der Wand selbst zusammen, dass sie sich beim Präparieren von derselben leicht loslösen und dann, zerrissen, wie Stäbchen in das Lumen der Zelle frei hineinzuragen scheinen. Ihre Wirkung möchte ich mit derjenigen vergleichen, welche von den Sprungfedern einer Matratze ausgeübt werden.

Einen weiteren, besonders erwähnenswerten Fall stellen die Zellen mit überaus stark verdickten Radialwänden dar, welche steinzellenartig in der äußersten (eigentlichen) Epidermisschicht der Blattoberseite von *Satyria Warszewiczii* Kl. (Taf. VI, Fig. 9) vorkommen. Sie scheinen ganz besonders für die Festigung des Blattes sorgen zu sollen.

Zum Schlusse möchte ich noch die eigenartige, der Innenwand der Epidermiszellen der Ober- und Unterseite von *Arbutus Unedo* L. anliegende Schwellschicht anführen, welche schon Westermaier (l. c. p. 61) erwähnt und auf Tafel VII (Fig. 1) abgebildet hat.

### 4. Spaltöffnungen.

Um die Intensität der Atmung und Transpiration schätzen zu können, darf man nicht blos die Größe und Zahl der Spaltöffnungen ins Auge fassen, sondern auch die größere oder geringere Stärke und Consistenz der Cuticula sowie Zahl und Weite der Lücken im Assimilationsgewebe und endlich die größere oder geringere Mächtigkeit des Assimilationssystemes selbst; denn je mächtiger dasselbe entwickelt ist, eine um so stärkere Atmung und Transpiration bedingt oder erfordert es. So wird es erklärlich, dass z. B. *Vaccinium Myrtillus* L., weil mit wenig mächtigem Assimilationsgewebe und beiderseits dünner Cuticula versehen, auf einem Raume von etwa 0,1 qmm nur 15—30 Spaltöffnungen zu entwickeln braucht und dabei unter denselben Bedingungen vegetiert, wie *Vaccinium Vitis idaea* L., welches, weil mit mächtigem Assimilationssystem und beiderseits ziemlich starker Cuticula ausgestattet, auf der gleichen Blattfläche 30—70 Spaltöffnungen entwickeln muss. Außerdem aber muss man noch die besonderen Vegetationsverhältnisse des Individuums in Rechnung ziehen, besonders die Bodenfeuchtigkeit, welche dem einzelnen Individuum eine größere oder geringere Transpiration gestattet, und den höheren oder niederen Feuchtigkeitsgehalt der Luft, der nach bekannten physikalischen Gesetzen die Transpiration direkt beeinflusst. So wird es verständlich, dass die Maximalzahl der Spaltöffnungen auf gleichem Raum bei verschiedenen Individuen derselben Art innerhalb weiter Grenzen schwanken kann. Ich habe jederzeit die Maximalzahl der Spaltöffnungen, die auf gleichem Raume — 0,1 qmm — sichtbar wurden, sorgfältig gezählt. So fand ich, um wenige Beispiele herauszugreifen, bei

*Arbutus Unedo* L. von 9 verschiedenen Standorten 2mal 25, 2mal 30, 3mal 35, 2mal 40,

bei *Arctostaphylos Uva ursi* (L.) Spreng. von 10 verschiedenen Standorten 1mal 15 (Sierra Alfacas), 8mal etwa 25, 1mal 45 (New Jersey),

bei *Vaccinium Myrtillus* L. von 7 verschiedenen Standorten 1mal 15 (Western Oregon), 5mal etwa 25, 1mal 33 (Mare Ochotzk),

endlich bei *Vaccinium Vitis idaea* L. von 9 verschiedenen Standorten 1mal 30, 2mal 40—45, 3mal 50, 1mal 60 und 2mal 70 Spaltöffnungen.

Im allgemeinen darf die Regel gelten: Die Spaltöffnungen sind um so zahlreicher, je kleiner die einzelnen Spalten, je stärker die Cuticula, je mächtiger das Assimilationssystem, je größer der Feuchtigkeitsgehalt des Bodens und der Luft, je schattiger und kühler der Standort ist. Insofern nun im einzelnen Falle diese Bedingungen in größerem oder geringerem Maße zutreffen, modificieren und paralysieren sie sich gegenseitig. Und darum wird es sich empfehlen, eventuelle Angaben über die Anzahl der Spaltöffnungen immer mit einer gewissen Reserve aufzunehmen und zu verwerten. Für Zwecke der Systematik eignen sie sich wohl nicht.

Spaltöffnungen fanden sich fast ausnahmslos nur auf der Blattunterseite[1]). Nur bei den meisten Arten von *Arctostaphylos*, sectio *Uva ursi* (Taf. IV, Fig. 9) — diese Art selbst ausgenommen — ferner bei *Vaccinium erythrocarpon* Michx., bei *Cassiope hypnoides* (L.) Don und zuweilen auch bei *Vaccinium Myrtillus* L. traten sie auch auf der Oberseite auf, und zwar unten etwa 2—3mal so viele auf der gleichen Fläche als oben. Diese Blätter sind aber, wie sich später zeigen wird, auch rücksichtlich des Assimilationssystemes mehr oder weniger isolateral.

Die Verteilung der Spaltöffnungen ist übrigens keine gleichmäßige, vielmehr fehlen dieselben ausnahmslos unterhalb der sogenannten »durchgehenden« Gefäßbündel, auch unterhalb der »eingebetteten« sind sie nicht eben häufig; sie kommen überhaupt also nur an Stellen vor, wo sie im fertigen Blatt einen Zweck haben. Daraus darf man vielleicht schließen, dass ihre Entstehung in eine Zeit fällt, in welcher die Gefäßbündel bereits völlig oder doch nahezu ausgebildet sind; in der Jugend dürfte die Transpiration durch die zu der Zeit noch unverdickte und unverkorkte Cuticula genügen. In der That lassen sich ja mehrfach erst im Entstehen begriffene Spaltöffnungsapparate, z. B. solche ohne fertige Schließzellen, überhaupt alle möglichen Entwickelungsstadien auf kleiner Fläche beobachten, z. B. Taf. III, Fig. 12.

Bezüglich der Entstehungsart des Spaltöffnungsapparates glaube ich 3 Typen erkannt zu haben, von denen allerdings der zweite an Verbreitung und Wichtigkeit den beiden anderen weit nachsteht. Sämtliche *Vaccinioideae* fallen nur unter den ersten Typus, bei den *Arbutoideae* aber sind alle 3 Typen vertreten. Also erweisen sich auch in diesem Punkte die *Vaccinioideae* als die phylogenetisch jüngere Abteilung.

1. Bei den *Vaccinioideae* (Taf. V, Fig. 10 und 11) teilt sich die Spaltöffnungsmutterzelle, ohne dabei noch sonderlich an Umfang zuzunehmen,

1) Es gilt dies auch von den merkwürdigen Blättchen der *Cassiope*-Arten, wofern man den Begriff der Blattunterseite nicht einfach morphologisch, sondern physiologisch fasst, d. h. darunter diejenige Blattseite versteht, an welcher das Schwammparenchym liegt, bez. die den Pallisadenzellen gegenüber liegt. Näheres suche man in dem speciellen Teile dieser Arbeit.

zunächst in zwei Zellen durch eine Radialwand an der Stelle, an welcher später die Spalte auftritt; jede der Tochterzellen sondert sich sodann, nachdem manchmal bereits die Öffnung vorhanden ist, in die Schließzelle und die ihr, bez. der Spalte, parallele Nebenzelle. Es beteiligt sich also hier an der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates nur eine einzige Epidermiszelle, die angrenzenden tragen zu demselben gar nichts bei; daher kann ich nur die beiden parallel zu den Schließzellen verlaufenden und ihnen genetisch gleichwertigen als »Spaltöffnungsnebenzellen« bezeichnen, die senkrecht zur Spaltöffnung anstoßenden aber höchstens als »Nachbarzellen«. Dabei sind die Spaltöffnungsnebenzellen in der Regel etwa $^3/_4$—3mal, die übrigen Epidermiszellen hingegen 4—9mal so groß — von der Fläche gesehen — als die Schließzellen.

2. Während bei einem Teil der *Gaultherieae* die Spaltöffnungen scheinbar schon nach vorigem, bei einigen sicher noch nach dem dritten — vielleicht älteren — Typus sich bilden, entsteht bei anderen, besonders bei der Gattung *Diplycosia*, der Spaltöffnungsapparat in einer Weise, die, wenn auch in ihrem Effekt der vorigen sehr ähnlich, dennoch vielleicht von ihr wohl zu unterscheiden ist. Ein Blick auf die Figur 8 auf Tafel IV [1]) dürfte Folgendes lehren: Die Spaltöffnungsurmutterzelle, die möglichenfalls analog der Spaltöffnungsmutterzelle im 3. Typus entstanden ist, schnürt fortwährend nach dem Schema des keilförmigen Scheitelwachstums mittels einer Scheitelzelle nach den beiden Seiten parallel unter sich und zur schließlichen Spalte längsgestreckte Zellen ab, die man selbstverständlich als Nebenzellen wird bezeichnen dürfen, und deren Anzahl bald größer, bald geringer ist. Die schließliche Scheitelzelle und die jüngste Tochterzelle geben die beiden Schließzellen ab. Diese Bildungsweise wird noch überzeugender dadurch erwiesen, dass im Querschnitt (Taf. IV, Fig. 1) die Zellen genau in dieser Reihenfolge an Höhe abnehmen, wodurch ein geradezu schematisches Bild zustande kommt.

3. Bei den meisten *Arbutoideae*, besonders hervortretend bei den echten *Andromedeae* — abgesehen von der Gattung *Leucothoë* nach der Hooker'schen Umgrenzung —, schnüren sich von der Spaltöffnungsurmutterzelle in spiraliger Folge (Taf. III, Fig. 12) eine meist relativ große Zahl von Nebenzellen ab, welche, nachdem eine ganze Spiralwindung — manchmal noch mehr — vollendet ist, eine in der Mitte gelegene Zelle umschließen (Fig. 12 *A*), die Spaltöffnungsmutterzelle, welche dann in die beiden Schließzellen zerfällt (Fig. 12 *B*). So kommt es, dass hier die Zahl der Spaltöffnungsnebenzellen zwischen 3 und 9 schwankt, meist aber 5—7 beträgt. Bei mehreren *Gaultheria*-Arten, z. B. *G. Ehrenbergiana* Kl., strecken sich die den Schließzellen parallel zur Spaltöffnung anliegenden Nebenzellen

---

1) Weit klarer wird der Vorgang durch die vorausgehenden Stadien, deren Zeichnungen jedoch aus Raummangel fortbleiben mussten.

secundär, so dass das Bild des ursprünglich nach dem 3. Typus gebildeten Spaltöffnungsapparates sehr dem des 1. Typus ähnelt; wir können dies eine pseudokeilförmige Entstehungsweise der Spaltöffnungen nennen.

Von besonderem Interesse, weil von einem nicht zu unterschätzenden systematischen Wert, sind noch das Volumen, die Höhe, die Oberflächen- und Querschnittsform der Schließzellen.

Die ursprünglichste Form der Schließzellen hat sich bei der *Arctous alpina* (L., Gray) erhalten, welche Art hierdurch sowie durch die nach dem 1. Typus gebildeten Drüsenhaare, durch die primitiven Gefäßbündel, durch die primitive Epidermis (Typus 1) und das wenig differenzierte Assimilationssystem als einer der ursprünglichsten Typen unserer beiden Unterfamilien gekennzeichnet und von den übrigen, von Hooker f. wieder in die Gattung *Arctostaphylos* zusammengezogenen Arten so sehr unterschieden ist — cf. Specieller Teil p. 179 —, dass ich eben ihre generische Trennung von jenen unter sich und auch mit *Arbutus* so sehr übereinstimmenden Formen für gerechtfertigt erachte. Bei ihr gleichen die Schließzellen in der Oberflächen- wie Querschnittsansicht noch sehr den eigentlichen Epidermiszellen, unterscheiden sich auch in ihrer Breiten- und Höhenausdehnung nicht sonderlich von solchen; die üblichen Eisodialleisten sind kaum durch schwache Ausbuchtungen der Schließzellen selbst angedeutet; Verdickungen kommen an der ganzen Schließzelie eigentlich kaum vor. Bei der Gattung *Arbutus* (Taf. IV, Fig. 6) sind die Schließzellen allerdings schon deutlich durch ihre Form und durch merkliche Cuticularleisten von den Epidermiszellen geschieden, aber sie sind immerhin noch voluminös und sonst wenig verdickt. Dasselbe gilt von der Gaultherieen-Abteilung B, die überhaupt einen Grundtypus dieser Gruppe zu repräsentieren scheint. Im weiteren Verlauf werden die Schließzellen immer niedriger und darum relativ breiter; ihre obere und untere Wand verdickt sich in der auch sonst bekannten Weise, was ihr Lumen mehr und mehr als quergestreckten Spalt erscheinen lässt; und endlich werden die Eisodialleisten immer mächtiger und heben sich immer deutlicher von der übrigen Cuticula ab. Klein gegenüber den übrigen Epidermiszellen erscheinen so die Schließzellen bei den Gattungen: *Arctostaphylos* (Taf. IV, Fig. 7 und 9), *Diplycosia* (Taf. IV, Fig. 1), *Pernettya*, *Agarista* (Taf. III, Fig. 2), *Pieris* (Sect. *Portuna* und *Phillyreoides* [Taf. III, Fig. 11]), *Agauria* (Taf. III, Fig. 1), bei den *Vaccinium*-Sect. *Vitis idaea* (zum Teil [Taf. V, Fig. 9]), *Neurodesia* (zum Teil), *Epigynium* (zum großen Teil), bei *Agapetes* (zum Teil), *Pentapterygium* u. s. w. Wir erkennen darin sämtlich Gattungen, die sich auch noch bezüglich anderer Merkmale — nicht blos aus der Blattanatomie, sondern auch aus der Blütenmorphologie — als höher entwickelte und darum sowie auch aus pflanzengeographischen Gründen als jüngere Gattungen ergeben. Ganz besonders aber gilt das Gesagte von sämtlichen von mir als *Thibaudieae* angesehenen Gattungen (Taf. VI). Zudem sind diese

letzteren unter den *Vaccinioideae* noch durch die eigentümliche, im Querschnitt schnabelförmige Ausbuchtung der Schließzellen rings um die Spalte[1]) ausgezeichnet. Allerdings wird diese Ausbuchtung fast durchgehends von der starken Verdickung der Zellwand wieder ausgefüllt und trägt so zur Vergrößerung des Lumens der Schließzellen fast nichts bei, wohl aber zur Festigung des Hinterhofes und somit zur Sicherung der Functionstüchtigkeit der Schließzellen. Die Arten der Gattungen *Agapetes* und *Pentapterygium* haben diese Vorrichtung nicht aufzuweisen, gerade so, wie ihnen auch durchgehends die zwei- oder mehrschichtige, überhaupt eine höher entwickelte Epidermis und noch andere charakteristische Merkmale der amerikanischen *Thibaudieae* fehlen. Umgekehrt finden wir dies Alles bei *Eurygania subcrenulata* (Kl. et R. Sch.) m. = *Vaccinium subcrenulatum* Kl. et R. Sch., bei *Disterigma* (von Klotzsch und Hooker f. als eine Section von *Vaccinium* angesehen) und endlich bei den Gattungen *Themistoclesia*, *Sphyrospermum* und *Sophoclesia*. Dieser Umstand sowie pflanzengeographische, blütenmorphologische und anderweitige anatomische Merkmale sind die Gründe für die von mir vorgenommene Abgrenzung zwischen den Gruppen der *Euvaccinieae* und *Thibaudieae*.

Von der Oberfläche gesehen erscheinen die Schließzellen bei den niedriger organisierten Arten, wie *Arctous alpina* (L., Gray), *Vaccinium erythrocarpon* Michx. u. s. w. (Taf. V, Fig. 10 und 11), schmal und langgestreckt, zusammen genommen lang-elliptisch; sie werden im weiteren Verlaufe immer kürzer und breiter, also breit-elliptisch, ja schließlich direkt kreisrund, wie bei vielen echten *Andromedeae* (Taf. III, Fig. 12), während sie die völlige Kreisform bei den *Thibaudieae* kaum erreichen. Nach der Größe und Form der Schließzellen richtet sich dann auch die der eigentlichen Spaltöffnung.

In den allermeisten Fällen kommt die Außenwand der Schließzellen in die Ebene der Cuticula zu liegen. Da außerdem die Cuticula über ihnen dünner ist als sonst — natürlich abgesehen von den ja auch gewöhnlich aus der Ebene der Cuticula heraustretenden Eisodialleisten — so springt ihr Lumen über das der anderen Epidermiszellen ein wenig nach außen vor. Bei den arktisch alpinen *Cassiope*-Arten (Fig. 2*A* und *B*) erheben sich die ganzen Schließzellen, ja meistens sogar noch ihre Nebenzellen zu calottenförmigen, oft fast halbkugeligen Hervorragungen über die Epidermis. Bei mehreren *Thibaudieae* hingegen treten sie etwas nach innen zurück, so dass alsdann außer dem bekannten Vorhof noch eine kleine äußere Atemhöhle zu constatieren ist. Bei den meisten *Arctostaphylos*-Arten wiederum — natürlich abgesehen von *Arctous alpina* — bildet sich der Vorhof selbst zu einer recht bedeutenden Atemhöhle aus (Taf. IV, Fig. 7 und 9), indem

1) Eine ähnliche Vorrichtung findet sich auch bei einigen echten *Andromedeae*, z. B. *Pieris japonica* (Taf. III, Fig. 11).

hier wegen des ziemlich gleichmäßigen Verlaufes der Cuticula die Eisodialleisten verhältnismäßig wenig hervortreten; dabei ragt das Lumen der Schließzellen immer noch über das der übrigen Epidermiszellen hervor.

Da nun die Schließzellen fast immer, und zwar oft sehr viel niedriger sind als ihre Nebenzellen, so ist damit den letzteren Gelegenheit gegeben, sich unterhalb jener nach der Atemhöhle vorzuschieben, was denn auch gewöhnlich geschieht, ganz besonders bei den echten *Andromedeae* mit den zahlreichen Nebenzellen (Taf. III, Fig. 11) und den *Thibaudieae* (Taf. VI). Gewöhnlich wachsen dieselben bis zu den Opistialleisten heran, so dass damit eine scharfe Trennung zwischen Hinterhof und eigentlicher, innerer Atemhöhle aufhört. Sicherlich fördert der letzterwähnte Umstand die Festigung des Spaltöffnungsapparates, namentlich der Atemhöhle. Zu demselben Zwecke sind bei *Arctostaphylos Uva ursi* (L.) Spreng. (Taf. IV, Fig. 7) die sämtlichen an die Atemhöhle angrenzenden Zellwände stark verdickt.

## II. Mesophyll.

Das Mesophyll teilt sich immer wenigstens in das Assimilationssystem und in das Gefäßbündelnetz. Außerdem findet sich aber bei einzelnen *Arbutoideae* und *Vaccinioideae*, wie z. B. bei *Vaccinium Vitis idaea* L., ein am ganzen Blattrand ringsum direkt unter der Epidermis verlaufender, mehr oder weniger mächtiger Randbast. Und in anderen Blättern, wie namentlich bei der Gattung *Diplycosia* (Taf. IV, Fig. 1), treten durch das ganze Mesophyll zerstreute, wenn auch oft mit ihren Enden in den sklerenchymatischen Teil der Gefäßbündel einbiegende »Spicularzellen« auf.

### 1. Assimilationssystem.

Sehen wir ab von der lokalen Assimilation, die häufig in den Schließzellen und zuweilen in den rings um diese gelegenen Epidermiszellen, bei *Sphyrospermum* und *Sophoclesia* scheinbar sogar in der ganzen oberen, durch das mächtige Wassergewebe von dem Assimilationssystem abgeschnittenen Epidermis erfolgt, so sehen wir die Assimilation und der Hauptsache nach auch die Atmung ausschließlich im Assimilationssystem sich vollziehen. Die Intensität beider Functionen ist von sehr mannigfachen Factoren abhängig, nämlich nicht blos von Licht, Wärme, direkter Besonnung, vom Feuchtigkeitsgehalt des Bodens und der Luft u. dergl., sondern auch von der Stärke und Consistenz der Cuticula, der Anzahl, Größe, Lage und sonstigen Einrichtung der Spaltöffnungen. Dazu tritt, dass das Assimilationssystem bei gleichzeitigem Rückgange der Leistungsfähigkeit der Gefäßbündel die Festigung des Blattes, vielleicht auch die Stoffleitung und -speicherung übernimmt. Daraus ist es denn erklärlich, dass das Assimilationsgewebe einen sehr mannigfachen Bau besitzt, dass es sich von seiner ursprünglichen, fast meristematischen Einfachheit bis zu großer Complication vervollkommnet.

1. Im einfachsten Fall ist eine Sonderung des Assimilationssystemes in Pallisaden- und Schwammparenchym noch kaum angedeutet. Das gesamte Assimilationssystem besteht hier aus dünnwandigen, niedrigen, nicht armigen, nahezu völlig isodiametrischen, etwa würfelähnlichen, dabei ziemlich locker stehenden Zellen, die auch in der Menge ihres Chlorophylls keinen merklichen Unterschied unter einander zeigen. Allenfalls lässt sich erkennen, dass diese Zellen nach der Blattoberseite hin etwas dichter stehen. Dieser Typus tritt mitunter bei Blättern von einigen Vaccinien aus den Sectionen *Euvaccinium* und *Cyanococcus* auf; so fand ich ihn bei einigen Exemplaren von *Vaccinium Myrtillus* L., bei den meisten Exemplaren jedoch den folgenden Typus. Dieser Umstand dürfte beweisen, wie sehr die Ausbildung des Assimilationssystems von dem individuellen Standort abhängen mag. Die Art der Abhängigkeit kann man aber durch Herbarmaterial nicht strict darthun[1]. Es scheint jedoch dieser erste Typus nur bei Arten aus gemäßigten Klimaten vorzukommen, wenn dieselben eine dünne Cuticula und »durchgehende« Gefäßbündel besitzen, und zwar auch nur bei Exemplaren, die bei mittlerem Feuchtigkeitsgehalt im Schatten gewachsen sind.

2. Beim 2. Typus strecken sich von oben an eine oder mehrere Schichten mehr oder weniger pallisadenartig in radialer Richtung; Hand in Hand damit geht dann auch zumeist eine Querstreckung oder armige Ausbuchtung der Zellen der unteren Partien, wodurch, da gerade die Enden der Arme an einander stoßen, zugleich ein System von engeren oder weiteren Zwischenräumen im unteren Teile zustande kommt. Während nun das Pallisadenparenchym vornehmlich der Assimilation angepasst ist, eignet sich das Schwammparenchym besonders zur Leitung, zur Atmung und zur Transpiration. Gewöhnlich sind beide Systeme nicht so schroff von einander geschieden; sondern zumeist findet man eine oder mehrere Zellschichten, die etwas radial gestreckt, wenig- und stumpfarmig, also etwa becher- bis hantelförmig sind und so einen Übergang vom Pallisaden- zum Schwammparenchym darstellen. Auch sind die Pallisaden durchaus nicht immer gleich hoch und breit. Das Verhältnis ihrer Höhe zum Querdurchmesser schwankt von 2 : 1 bis 10 : 1. Die oberste Schicht überragt an Höhe stets die anderen, und die Höhe der Pallisaden nimmt in demselben Blatt nach unten hin mehr und mehr ab. Es scheint die Regel zu bestehen, dass an sonnigen Standorten die Pallisadenzellen hoch werden, an schattigen niedrig bleiben, dass sie ferner an feuchten Standorten mehr in die Breite wachsen, an trockenen schmäler bleiben. Die Zahl und innerhalb gewisser Grenzen auch die Höhe der Pallisadenschichten ist bei derselben Art, ja

1) Das ist eben so lange unmöglich, als man den Standort nicht ganz genau angegeben findet. Bekanntlich aber pflegen sich die Sammler mit der Angabe des Landes, der Provinz, allenfalls noch des Berges u. dgl. zu begnügen. Die vergleichende Anatomie verlangt mehr.

Section und Gattung, falls diese nur relativ wenige, nicht sehr differente Arten zählt, ziemlich constant.

Endlich kann auch die armige Ausbuchtung der Schwammparenchymzellen noch in zweifacher Weise erfolgen, nämlich entweder nur in tangentialer Richtung — »flacharmige S.« — oder überhaupt in ganz beliebigen Richtungen bei gleichzeitiger Höhenzunahme — »gespreiztarmige S.« —; und dieser Unterschied erweist sich als nahezu constant nicht nur bei derselben Species, sondern selbst Section und Gattung, so dass man darin ein charakteristisches anatomisches Merkmal für kleinere Abteilungen erhält. So ist das Schwammparenchym bei allen 46 von mir untersuchten *Gaultheria*-Arten flacharmig, bei einem Teil der ihnen sonst sehr nahe stehenden *Pernettya*-Species (I, 3, *C*) gespreiztarmig. Einfach quergestreckte, noch nicht sonderlich armige Schwammparenchymzellen hat z. B. *Gaultheria Myrsinites* Hook.; armige, noch unverdickte die mit dünner Cuticula versehenen Blätter der im arktischen Polar- und Waldgebiet wohnenden Arten unserer Gruppen.

Oft aber erfordert die Ausbildung eines so lückenreichen Gewebes zum Ersatz für die verlorene Festigkeit des Zellgefüges die Verdickung der Wände. Und so finden wir sehr häufig das Schwammparenchym ziemlich gleichmäßig dickwandig, während das dichtgefügte und wahrscheinlich auch durch stärkeren Turgor straffer gespannte Pallisadenparenchym dünnwandig bleibt; oder es beginnt wenigstens die Verdickung der Zellwände des Assimilationsgewebes an der unteren Epidermis und nimmt von da nach oben hin stetig ab. Besonders ist dies dann der Fall, wenn die Gefäßbündel wenig zahlreich und tief »eingebettet« sind. Wir finden ein solches Schwammparenchym bei den meisten *Gaultheria*-Arten, bei der Gattung *Pernettya*, bei der *Vaccinium*-Section *Vitis idaea*, bei den Gattungen *Satyria*, *Disterigma*, *Psammisia* u. s. w.

3. Bei zunehmender Lichtintensität und direkter Besonnung nimmt ebenso wohl die Streckung der Pallisadenzellen, wie ihre Zahl von der Oberseite her immer mehr zu; es ist dann aber auch von der Unterseite her eine Pallisadenbildung möglich, vorausgesetzt nur, dass das Blatt eine solche Lage einnimmt, dass auch die Blattunterseite das hierfür nötige Licht erhält. Hiermit bildet sich das Blatt zur Isolateralität aus; so bei den *Arctostaphylos*-Arten.

Ein Übergang zur Isolateralität ist aber auch aus dem ersten Typus möglich, der ja eigentlich schon selbst eine — allerdings sehr primitive — Isolateralität in sich begreift. In diesem Falle bleiben eben die Zellen des ganzen Assimilationssystems einfache Schläuche und strecken sich nur sämtlich gleichmäßig in radialer Richtung; ihre Höhe übertrifft dann den Breitendurchmesser um das Doppelte bis Vierfache; so bei der Sect. *Euleucothoë*, bei *Cassandra*, den *Pieris*-Sectionen *Portuna* und *Phillyreoides* u. s. w.

Bei Blättern des zweiten Typus aber strecken sich entweder alle Schwammparenchymzellen in radialer Richtung, während die Arme immer kürzer und stumpfer werden, so schon bei den *Arbutus*-Arten, bei *Agarista, Agauria* (Taf. III, Fig. 1 und 2) u. s. w.; oder aber es strecken sich nur die äußersten Schichten und werden dann auch häufig einfach schlauchartig mit völligem Verlust der Arme, indes die Innenschichten relativ niedrig und langarmig bleiben, so bei *Gaylussacia pinifolia* Ch. et Schl. (Taf. V, Fig. 12); oder endlich das ganze Assimilationsgewebe besteht nur aus wirklichen hohen Pallisadenzellen, so bei den *Arctostaphylos*-Arten, wenn auch noch am wenigsten bei *A. Uva ursi* (L.) Spreng. selbst.

4. Es kann aber mit dem nach dem zweiten Typus gebildeten Assimilationssystem noch eine weitere Modification vor sich gehen, die besonders Pflanzen eigen zu sein scheint, welche in ihrer Heimat einer länger andauernden Trockenheit ausgesetzt sind. Die an die Epidermis der Unterseite angrenzenden Zellen nämlich verdicken nicht blos ihre Wände noch mehr als bei Typus 2, sondern letztere werden auch härter, steifer, die Tüpfel deutlicher, schärfer umgrenzt, der Inhalt heller, jedenfalls chlorophyllfrei; kurz diese Zellen haben genau das Aussehen von Epidermiszellen, von welchen sie sich nur durch ihre Arme, welche mit ihren Enden fest aneinander schließen und die bekannten Lücken eines Schwammgewebes zwischen sich fassen, unterscheiden. Immerhin werden solche Partieen dazu dienen können, die Epidermis in der Festigung und Wasserspeicherung zu unterstützen; und mittelst der zahlreichen Tüpfel ist auch für den Wassertransport genügend gesorgt.

Öfters wandeln sich auch einzelne Zellen der obersten Pallisadenschicht in derselben Weise um, verlieren aber dabei die abgerundete Schlauchform, werden steif und eckig, kurz sie verhalten sich wie Epidermiszellen mit verdickten und getüpfelten Wänden. Rechnen wir sie aus diesem Grunde noch zur Epidermis, so erscheint diese mit dem Pallisadengewebe verzahnt, ein Umstand, der bekanntlich ebenso wohl die bessere Festigung des Pallisadengewebes als den schnellen Wasseraustausch zwischen beiden Geweben ermöglicht. In solcher Weise ist das Assimilationssystem ausgebildet bei den meisten *Agarista*- und einigen *Gaylussacia*-Arten. So sind z. B. bei *Gaylussacia decipiens* Cham. die obersten 1—2 Pallisadenschichten, sowie die unterste Schwammparenchymschicht in ein starkwandiges, nur mit einem im Trockenzustande bräunlichen Inhalt gefülltes Gewebe umgewandelt.

Die drei letzterwähnten Typen schließen einander nicht so scharf aus, sondern modificieren sich gegenseitig. So vereinigt z. B. das Blättchen von *Gaylussacia pinifolia* Ch. et Schl. (Taf. V, Fig. 12) die Isolateralität (3. Typus) mit der wassergewebsartigen Umbildung der untersten Pallisadenschicht; desgleichen zeigen viele *Gaultherieae* die charakteristischen Merkmale des 2. und 4. Typus.

5. Zuweilen richten sich die Pallisadenzellen selbst darauf ein, einen bis zu einem gewissen Grade steigenden Wassermangel zu ertragen; ihre Wände sinken dann nach Art von Wassergewebszellen zusammen. Man scheint sich allerdings an die Meinung gewöhnt zu haben, dass ein solches Zusammensinken der Pallisadenzellen unterbleibe, da es das assimilierende Chlorophyll schädige; und doch kommt dieser Fall vor, wie sich an dem Trockenmaterial direkt nachweisen lässt, und wie sich noch viel überzeugender an frischen Blättern experimentell wird erweisen lassen. Es ist dann allerdings der Chlorophyllgehalt solcher Zellen ein verhältnismäßig geringerer, so dass bei Verringerung ihres Lumens das in ihnen enthaltene Chlorophyll unbeschädigt bleibt. Derartig gewellte Pallisadenzellen sind nur tropischen oder subtropischen Gebieten eigen, die mit reichlichen und nicht lange unterbrochenen Niederschlägen bedacht sind, so besonders bei den ostindischen und malayischen *Gaultherieae* und *Vaccinioideae*, bei den mexikanischen *Arbutus*, auch bei manchen Arten aus dem malagassischen Gebiete. Und für ein solches Klima, in dem reichliche Niederschläge mit tropischer Sonne in schnellem und häufigem Wechsel stehen, scheint auch eine derartige Ausbildung des Pallisadensystems in schönem Einklang zu stehen. Bei *Pentapterygium* fungiert in gleicher Weise namentlich das mächtige, sehr großzellige, sonst aber unveränderte Schwammparenchym.

6. Bei der Section *Vitis idaea* (Taf. V, Fig. 9) sehen wir die Tendenz der gleichmäßigen Wandverdickung die Zellen des ganzen Assimilationssystems ergreifen. Hand in Hand damit geht eine beständig fortschreitende Rückbildung der Leitbündel. Freilich ist die Verdickung nicht bei allen Species gleich stark; sie nimmt gleichzeitig mit steigender Höhe der Epidermiszellen zu, etwa in der Reihenfolge, in welcher im systematischen Teile dieser Arbeit die untersuchten Arten angeordnet sind. Die Section schließt dort mit *Vaccinium consanguineum* Klotzsch mit zweischichtiger Epidermis. An dieses reiht sich direkt *Thibaudia acuminata* Don (Pl. Lechl. n. 2614) — von Hooker f. zur *Vaccinium*-Sect. *Leptothamnia* gerechnet — an und daran wieder *Thibaudia floribunda* H. B. K., ohne dass man in dieser Reihe irgendwo eine scharfe Grenze bezüglich der Blattanatomie angeben könnte. Will man sich an die ein- bez. zweischichtige Epidermis halten, wogegen jedoch analoge Fälle bei anderen Gattungen sprechen, so muss man auch *Vaccinium consanguineum* Klotzsch noch zu *Thibaudia* rechnen; jedenfalls spricht die Blattanatomie dafür, dass die Don'sche Species als eine *Thibaudia* anzusehen ist.

7. Gewissermaßen eine Combination der beiden vorigen Typen finden wir in den nun folgenden letzten beiden. Bei *Macleania Humboldtiana* Kl. (Taf. VI, Fig. 1) und *Themistoclesia pendula* (Moritz) Kl. (Taf. VI, Fig. 2) werden nur innerhalb eines mäßig breiten Streifens am Blattrande hin die sämtlichen Pallisadenschichten starkwandig. Im übrigen aber bleibt bei *Macleania Humboldtiana* Kl. die oberste Schicht dünnwandig, während das

ganze übrige Mesophyll starkwandig ist; bei *Themistoclesia pendula* Kl. ist umgekehrt das innere Mesophyll dünnwandig, das äußere starkwandig. Bei beiden enthalten die dünnwandigen Pallisadenzellen nur wenige Chlorophyllkörner und sinken bei Wasserentziehung stark zusammen, fungieren somit als Wasserspeicher; die starkwandigen Zellen sind chlorophyllreich, bilden also das eigentliche assimilierende Gewebe. Bei einzelnen *Disterigma*-Species findet sich eine Art Übergang in den eben besprochenen Typus, indem (Taf. VI, Fig. 3) zwischen den gewöhnlichen Pallisadenzellen einige starkwandige stehen, die aber durchaus nicht als eigentliche Spicularzellen anzusprechen sind, vielmehr eben den Anfang zu der Ausbildung des vorstehenden Typus darzustellen scheinen. *Macleania Humboldtiana* Kl. weicht durch dieses Verhalten des Assimilationssystems, aber auch noch durch andere blattanatomische Merkmale so sehr von den übrigen, unter sich durchaus übereinstimmenden *Macleania*-Arten ab (cf. Taf. VI, Fig. 4) und schließt sich andererseits an die sonst ziemlich isoliert stehende *Themistoclesia pendula* Kl. so eng an, dass ich kein Bedenken trage, sie für eine *Themistoclesia* auszugeben. Zu beiden dürfte dann vielleicht die phylogenetische Vorstufe in der Gattung *Disterigma* zu suchen sein, deren gewöhnlich herzförmige, fein zugespitzte Blättchen auch meist schon äußerlich wie winzige *Themistoclesia*-Blätter aussehen.

8. Bei den Gattungen *Sophoclesia* und *Sphyrospermum* endlich gliedert das Pallisadenparenchym ein in hohem Grade sich vervollkommnendes Wassergewebe aus. Die Umformung beginnt damit, dass anstatt der gleichmäßigen Verdickung der Zellwände nur sehr breite spiralige Verdickungsbänder auftreten, bez. schmale Spiralen an den Wänden unverdickt bleiben. Dadurch wird ermöglicht, dass bei Wasserverlust die Pallisadenzellen an diesen Stellen einknicken, dabei aber, weil ja im übrigen die Wandung fest bleibt, dem eingeschlossenen Plasma bez. Chlorophyll Schutz gegen Quetschungen gewähren. Je breiter aber die unverdickten Stellen werden, je mehr sie also den schützenden Teil der Wand einschränken, um so mehr wird die Zelle collabieren können, um so kleiner wird aber auch die Menge des lebenden Inhaltes werden, der in einer solchen Zelle noch Aufnahme und Schutz finden kann. Und so finden wir denn thatsächlich alle Übergänge von wenig collabierenden Pallisadenzellen mit einem relativ reichlichen Chlorophyllgehalt bis zu absolut chlorophyllfreien Zellen, einem Wassergewebe par excellence.

Bei *Sophoclesia nummulariaefolia* Klotzsch z. B. (Fig. 1 *B* u. *C* auf S. 154) liegt unterhalb der zweischichtigen Epidermis nach dem 10. Typus zunächst eine Schicht von Zellen, die bei gänzlicher Anfüllung mit Wasser die kolossale Höhe von $^1/_2$ mm etwa erreichen, bei völliger Wasserentziehung aber bis auf etwa $^1/_{20}$ mm zusammenschrumpfen[1]), dabei legen sich die völlig zarten

1) In Wirklichkeit falten sich die Zellen noch stärker, als in Fig. 1 *C* gezeichnet werden konnte.

Wände nach Art einer Ziehharmonika in sehr zahlreiche, parallel zur Blattfläche streichende Falten zusammen. Die Zellen der zweiten Schicht sind — wenigstens über dem Mittelbündel, wo hier überhaupt das Blatt am dicksten, die Differenzierung am ausgeprägtesten ist — auch noch sehr chlorophyllarm, aber die Wände zeigen doch bereits verdickte Streifen, so dass die Zellen schon nicht mehr so vollständig zusammensinken können. In den

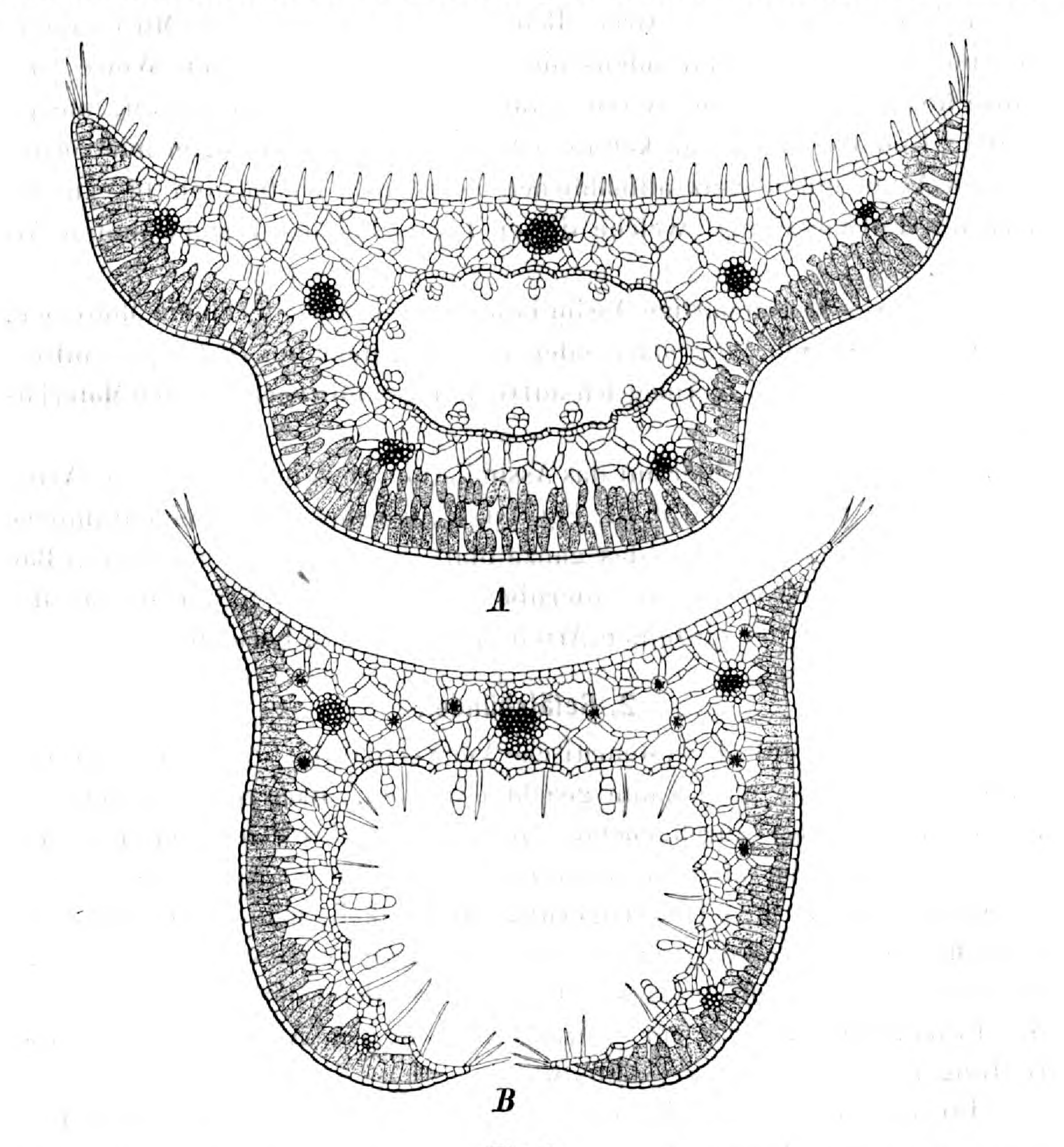



Fig. 2.
Querschnitte von *A. Cassiope Redowskii* (Ch. et Schl.) Don (vergr. 70 mal), *B. Cassiope selaginoides* Hook. f. et Th. (vergr. 120 mal).

Wänden der dritten Schicht nehmen die verdickten Stellen schon etwa die Hälfte des Raumes ein und gestatten nur etwa ein Zusammensinken der Zellen bis zu $^2/_3$ ihrer Höhe. Die 4. und 5. Schicht endlich enthalten die eigentlichen, Chlorophyll führenden Pallisadenzellen, die aber auch noch unverdickte Streifen aufweisen und darum offenbar ebenfalls noch etwas zusammensinken können. Dabei werden die pallisadenartigen Zellen von

oben an immer kleiner; die eigentlich assimilierenden Pallisadenzellen schließlich sind nur noch 2—3 mal so hoch als breit. Es ist aber auch die oberste Partie des Schwammparenchyms noch chlorophyllreich, nimmt also an der Assimilation noch einen erheblichen Anteil; das dürfte jedoch nicht auffallen, da bei so tief im Blatt 'gelegenen Zellpartien die Form der assimilierenden Zellen schon ziemlich gleichgültig sein mag.

Bei *Sophoclesia major* (Gris.) Hook f. ist auch über dem Mittelbündel fast nur die oberste Pallisadenschicht in der beschriebenen Weise, das ganze übrige Assimilationssystem jedoch gleichmäßig starkwandig ausgebildet. Und von dieser an konnte ich schon bei den wenigen mir vorliegenden Arten einen ganz allmählichen Fortschritt beobachten bis zu der höchsten Entwickelung, welche dieser Typus bei der ersterwähnten Art erreicht.

Ob dieses so eigenartige Assimilationssystem sich aus einem ähnlichen, wie bei der Section *Vitis idaea* oder auch aus dem bei *Disterigma* auftretenden entwickelt hat, vermag ich auf Grund des mir vorliegenden Materials nicht anzugeben.

Anhangsweise sei hier auf das Assimilationsgewebe der *Cassiope*-Arten hingewiesen (Fig. 2 und Taf. III, Fig. 3 u. 4), welches eine so eigentümliche Anordnung, wie überhaupt das ganze Blatt einen oft so sonderbaren Bau zeigt, dass es sich empfiehlt, hierüber erst im speciellen Teile bei der Charakterisierung der einzelnen Arten ausführlich zu berichten.

## 2. Gefäfsbündel.

Bis jetzt ist auf die systematische Verwertbarkeit des Baues der Gefäßbündel im Blatt noch kaum geachtet worden. Breitfeld erwähnt l. c. p. 335 zwei Typen, »durchgehende« und »eingesenkte« Gefäßbündel. Man findet bei denselben aber noch mannigfache andere Unterschiede, z. B. in der Querschnittsform, ferner Lagerung, Mächtigkeit, manchmal Fehlen der einzelnen Teile, endlich größere oder geringere Verdickung der sklerenchymatischen Elemente u. s. w. Diese Unterschiede liefern einen nicht zu unterschätzenden Beitrag zur Charakterisierung von Arten, Sectionen und Gattungen, ja noch größerer Abteilungen.

Ein vollständiges Gefäßbündel besteht bekanntlich aus folgenden Teilen[1]): Zu innerst liegt nach der Blattoberseite hin das Hadrom, daran nach der Blattunterseite hin halbmondförmig sich anschmiegend das Leptom (Weichbast); dann folgt vom Hadrom aus nach außen, also oberhalb desselben, das Libriform und vom Leptom aus nach außen, also unterhalb desselben, der Bast (Hartbast). Die Gesamtheit dieser vier Teile ist entweder rings umschlossen oder aber nur an den Seiten umsäumt von dem Leitparenchym (Zucker-, Stärkescheide). Letzteres ist dann immer der Fall,

1) Die Nomenclatur ganz nach Haberlandt.

wenn das Gefäßbündel mit seinen sklerenchymatischen Teilen direkt an die Epidermis angrenzt. Ersteres kann eintreten, wenn entweder die Gefäßbündel in das Assimilationsgewebe eingebettet sind, oder wenn zwischen ihren sklerenchymatischen Teilen und der eigentlichen Epidermis noch eine selten ein-, meist mehrschichtige Partie von bald collenchymatischen, bald epidermoidalen, bald nahezu sklerenchymatischen Zellen (»Hypoderm«) sich einschaltet, die allerdings gegen das Sklerenchym sich meist scharf abhebt, in die Epidermis aber mehr allmählich übergeht. Es brauchen aber durchaus nicht alle hier aufgezählten Bestandteile wirklich bei jedem Gefäßbündel aufzutreten. Wie Haberlandt bemerkt, sind die feinsten Bündelverzweigungen immer unvollständige Gefäßbündel. Ich fand aber auch beim Mittelbündel mitunter nur die allernötigsten Teile ausgebildet. Was eben nicht nötig ist, wird nur ausgebildet, wenn die Pflanze von ihren Ahnen in der phylogenetischen Entwickelungsreihe den Trieb dazu ererbt hat; und selbst dann verkümmern solche überflüssige Bestandteile mehr und mehr[1]. So bestehen die sämtlichen, zum Teil durchgehenden Bündel von *Arctous alpina* (L., Gray) und von *Enkianthus himalaicus* Hook. f. et Th. und ebenso die kreisrunden und tief eingebetteten Bündel der meisten *Cassiope*-Arten (Fig. 2 und Taf. III, Fig. 4) nur aus Leptom und Hadrom, allenfalls noch Leitparenchym. Bei *Cassiope hypnoides* (L.) Don und *C. Stelleriana* (Pall.) DC., ferner bei *Chiogenes hispidula* (L.) Torr. et Gray und bei mehreren *Pernettya*-Arten (Abteilung C) fehlt das Libriform, während sich der Bast um so mächtiger entwickelt und aus fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Zellen zusammengesetzt ist. Bei den übrigen *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* sind zwar sämtliche oben genannten Teile mehr oder minder entwickelt. Jedoch heben sich bei *Enkianthus cernuus* (Sieb. et Zucc.) Hook. f. et Th. und einigen Vaccinien die äußerst wenig verdickten Sklerenchymzellen kaum von den anderen ab. Und bei *Arbutus* (Fig. 1*A*) und einigen *Arctostaphylos*-Arten treten nur spärliche und sehr weit von einander zerstreute Sklerenchymzellen auf. Bei der Gaultherieen-Abteilung B ist das Libriform noch sehr schwach entwickelt.

Noch weiter möchte ich hier jedoch auf die verhältnismäßig mächtigere oder schwächere Entwickelung der einzelnen Teile der Gefäßbündel und auf die stärkere oder geringere Verdickung der einzelnen Gewebselemente nicht eingehen; mehr davon im speciellen Teile.

Bezüglich der »durchgehenden« Gefäßbündel ließe sich noch die Unterscheidung treffen: Dieselben sind entweder direkt durchgehend, d. h. Bast und Libriform stoßen unmittelbar an die Epidermis an, oder indirekt, d. h. mittels des oben erwähnten »Hypodermes«. Da jedoch dieses Hypoderm vielleicht besser auch noch zum Gefäßbündel gerechnet wird, so möchte

1) Demgemäß dürfen vielleicht auch die Gefäßbündel als eines der Kennzeichen für die Stellung einer Pflanze in dieser Reihe angesehen werden.

ich auf den beregten Unterschied kein Gewicht legen. Besonders mächtig ist dieses Hypoderm bei den *Arbuteae* (Fig. 1 *A*) entwickelt.

Die Form der Gefäßbündel ist einmal abhängig von der größeren oder geringeren Mächtigkeit des Assimilationssystems, sowie von der Anzahl und dem Volumen der im Gefäßbündel vereinigten Zellen selbst, dann aber auch davon, ob das Gefäßbündel »durchgeht« oder »eingebettet« ist. Denn unter sonst gleich bleibenden Verhältnissen wird ein »durchgehendes« Gefäßbündel natürlich immer (Seitenbündel in Fig. 1 *A*) eine von oben nach unten gestreckte Form annehmen, während ein eingebettetes sich eben mehr abrunden, elliptisch oder kreisrund werden kann. Nur bei sehr großer Zellenzahl, wie das beim mittleren und in den Blättern mancher Arten auch bei den größten seitlichen der Fall ist, muss das Bündel sich seitlich strecken. Und trotzdem ragt es auch dann noch oft — namentlich das mittlere — mehr oder minder weit über die untere Blattfläche, bei *Agapetes* aber nach beiden Seiten hervor (Taf. V, Fig. 8), wenn auch freilich nicht immer so stark, wie in dieser Figur.

Die Querschnittsform der Gefäßbündel wird auch noch beeinflusst durch die verschiedene Anordnung der einzelnen Teile, besonders des Sklerenchyms. Es können nämlich entweder Bast und Libriform gesondert von einander bleiben, wie z. B. Taf. V, Fig. 9 oder bei den Gaultherieen-Abteilungen *B*, *D*, *Fa*, bei *Euleucothoë*, bei den *Pieris*-Sect. *Portuna* und *Phillyreoides* u. s. w., oder ringsum reichen, wie bei der Gaultherieen-Abteilung *Fb*, bei *Agarista* (Taf. III, Fig. 2), bei der *Vaccinium*-Sect. *Macropelma* u. s. w. Im ersteren Falle liegen seitlich vom Mestom, zwischen Bast und Libriform, nur dünnwandige Leitparenchymzellen, und bei Hinweglassung dieser erscheint ein sonst säulenförmiger oder gestreckt-elliptischer Bündelquerschnitt in der Mitte schuhsohlenförmig eingezogen. Nähere Angaben über die Form der Bündel enthält der specielle Teil.

Endlich zeigen die Bast- und Libriformzellen wohl immer Tüpfelungen [1]) analog den Epidermiszellen mit verdickten Wänden. Bei sehr stark verdickten Wänden, wie z. B. bei *Vaccinium Vitis idaea* L., bei *Pernettya*-Arten u. s. w., fehlen sie allerdings nahezu vollständig. Das scheint die Ansicht zu bestätigen, dass doch auch diese sklerenchymatischen Zellen, je nachdem ihnen die Weite des Lumens dies erlaubt, sich an der Leitung — wohl nur des Wassers — beteiligen.

Noch eine Eigentümlichkeit der Gefäßbündel muss ich erwähnen, weil sie allen von mir als *Thibaudieae* zusammengefassten Arten zukommt, nicht aber den asiatischen Gattungen *Agapetes* und *Pentapterygium*. Bei den *Thibaudieae* nämlich sind die Zellen, welche die Gefäßbündelenden bilden, außerordentlich voluminös, starkwandig und mit etwas spaltenförmigen

1) Dieselben sind in den Zeichnungen absichtlich der größeren Klarheit halber weggelassen worden.

Tüpfeln versehen (Taf. VI, Fig. 2 und 4). Somit unterstützt auch dieser Umstand meine Umgrenzung der *Thibaudieae*.

### 3. Spicularzellen und Randbast.

Es bleiben nunmehr noch die freien sklerenchymatischen Zellen zu erwähnen, die mitten im Assimilationsgewebe gelegenen Spicularzellen und der Randbast. Als frei darf man dieselben natürlich nur insofern bezeichnen, als sie sich nicht an Gefäßbündel anschließen, wie das sklerenchymatische Zellen gewöhnlich thun, sondern als ein eigenes System einen — wenigstens teilweise — gesonderten Verlauf nehmen. Denn die Spicularzellen legen sich bei einzelnen *Pernettya-* und *Gaultheria-*Arten wenigstens mit ihrem einen Ende an die Gefäßbündel an, scheinen also wohl sich erst später isoliert zu haben[1]. Ganz freie Spicularzellen in ganz vorzüglicher Ausbildung zeigen *Diplycosia heterophylla* Blume und *Diplycosia pilosa* Blume (Taf. IV, Fig. 1), besonders die letztere. Die Art, wie hier die *S*-förmig gekrümmten, fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Zellen sich einerseits fest an die obere Epidermis anlegen, dann fast rechtwinkelig umbiegend durch das Mesophyll nach der unteren Epidermis verlaufen, wieder rechtwinkelig umbiegen und sich von neuem fest an diese anlegen[2], — dies also scheint jede andere Deutung auszuschließen, als dass eben die erwähnten Zellen eine rein mechanische Function zu verrichten haben. Dies wird noch bestätigt einmal durch die geringere Ausbildung mechanischer Elemente in den noch dazu meist tief eingesenkten Gefäßbündeln und dann durch den bereits erwähnten Umstand, dass man bei den *Gaultheria-* und *Pernettya-*Arten — ja vereinzelt auch bei *Diplycosia* selbst — die Spicularzellen aus dem Bündel-Sklerenchym direkt entspringen, bez. in dieses einbiegen sieht. Außerdem kann man bei *Diplycosia* auch den mechanischen Erfolg der zahlreich das Assimilationssystem durchsetzenden Spicularzellen direkt wahrnehmen. Denn, wie oben erwähnt, sind die Radialwände der Pallisadenzellen in den Blättern der ostindischen *Vaccinioideae* (*Epigynium, Agapetes*) und *Gaultherieae* blasebalgähnlich gefaltet, also zu wiederholtem Zusammensinken eingerichtet. Bei den Pallisadenzellen von *Diplycosia* aber fehlt diese Faltung oder ist doch vorkommenden Falles ganz gering.

Einen systematischen Wert gewinnt das Vorhandensein solcher freier bastfaserähnlicher Spicularzellen dadurch, dass die Blätter der durch sie ausgezeichneten Gattungen auch noch durch andere Merkmale, z. B. besonders durch die oben erwähnten Borstenhaare, von den übrigen *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* als eine besondere Gruppe abgetrennt werden. Dazu kommt noch, dass sie — bis auf 2 Ausnahmen unter 63 von mir untersuchten

1) Oder sollte der Fall freier Sklerenchymfasern (*Diplycosia*) der frühere sein und diese sich erst nachträglich an die Gefäßbündel angeschlossen haben?

2) Wegen ihrer weiten Ausdehnung sind diese Zellen selten in einem einzigen optischen Querschnitt vollständig enthalten.

Arten — durch das Assimilationssystem zerstreute, große und aus großen Krystallen zusammengesetzte Drusen führen. Ganz anders verhalten sich in allen diesen Punkten die *Arbuteae*, zu welchen man seit DE CANDOLLE's Monographie *Pernettya* stellte, eine Gattung, die ich zu der neu aufgestellten Gruppe der *Gaultherieae* bringe.

Bei den Vaccinien der Sectionen *Euvaccinium*, *Cyanococcus*, *Oxycoccoides* und überhaupt bei den Blättern, deren Cuticula, Epidermis und Assimilationsgewebe über die niedersten der oben charakterisierten Typen nicht hinausgehen, ist auch von einer besonderen Festigung des Blattrandes nicht die Rede. Meistens stehen da die Pallisadenzellen in dem Winkel herum senkrecht zur Cuticula, also ähnlich wie die Ziegelsteine eines Gewölbes, möglichst im Krümmungsradius. Erst bei den etwas höher organisierten Blättern stellen sich am Rande eine oder einige neue epidermoidale Schichten, deren Zellen in der Regel enger und höher, als die eigentlichen Epidermiszellen, sind, sowie eine Dickenzunahme der Cuticula ein. Und nur in einigen Fällen bildet sich ein wirklicher Randbast aus. Derselbe besteht aus langen, unmittelbar unter der Epidermis und parallel dem Rande rings herum verlaufenden Zellen, die fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt, inhaltsleer und überhaupt den jeweiligen Bast- und Libriformzellen der Gefäßbündel durchaus gleich gebaut, also auch einigermaßen getüpfelt sind.

Einen solchen Randbast zeigen *Vaccinium Vitis idaea* L., *Pernettya Hookeri* m. (= *Gaultheria microphylla* Hooker), die zur Gaultherieen-Gruppe Bb. gehörigen Arten *G. procumbens* L., *G. Myrsinites* Hooker und *G. adenothrix* Maximowicz, sowie die zur Section *Euleucothoë* gehörigen Arten. Der bekannte Bastard *Vaccinium intermedium* Ruthe steht, wie in Bezug auf die übrigen Blattmerkmale, auch insofern in der Mitte zwischen den beiden Stammpflanzen, als er bald mehr bald weniger Randbastzellen führt, in der Regel den dritten oder vierten Teil der Zahl solcher Zellen, wie *Vaccinium Vitis idaea* L.

Auch bei mehreren *Thibaudieae* habe ich einen Randbast (Taf. VI, Fig. 4) als charakteristisches Merkmal von Artengruppen notiert. Die Zellen dieses Thibaudieen-Randbastes gleichen aber in ihrem Bau weit mehr denen des Hypoderms, als denjenigen des Bündelsklerenchyms. Daher hätten diese Gewebselemente richtiger als »Rand-Hypoderm« bezeichnet werden sollen. Da sie jedoch offenbar denselben Zweck erfüllen, wie die oben erwähnten echten Randbastzellen, nämlich den Rand gegen Einreißen zu schützen, so habe ich auch dieselbe Bezeichnung beibehalten. — Der Anfang eines solchen Randhypoderms findet sich auch bei manchen *Pieris*-Arten der Sect. *Portuna*.

### III. Krystalleinschlüsse.

Es lag nicht im Plane dieser Arbeit, auf die — zum Teil schon ausgeführte — chemische Untersuchung des Zellinhaltes in den Laubblättern der *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* einzugehen; interessante Resultate glaube ich einer derartigen Untersuchung der *Thibaudieae* in Aussicht stellen zu dürfen. Ich beschränkte mich darauf, den Krystalleinschlüssen eine besondere Beachtung zu widmen.

Haberlandt bemerkt l. c. p. 337:

»Auf Grund zahlreicher Beobachtungen spricht Möller den Satz aus, dass Krystalldrusen, Sand und Raphiden ausnahmslos in dünnwandigen, wohl ausgebildete Einzelkrystalle vorwiegend in sklerotischen Zellen oder in unmittelbarer Nachbarschaft solcher vorkommen. ‚Ich möchte diese Erscheinung‘, fährt Möller fort, ‚damit erklären, dass in sklerotischen Zellen die osmotischen Vorgänge verlangsamt werden und sich unter diesen der Krystallisation bekanntlich günstigen Bedingungen schöne Krystalle ausbilden, während die lebhaften Diffusionsströme in dünnwandigen Zellen nur die Entstehung kleiner oder drusig aggregierter Krystalle ermöglichen.‘ Es ist übrigens selbstverständlich, dass die Dick- und Dünnwandigkeit der Zellen nur einer von den verschiedenen Factoren ist, von welchen die Verlangsamung oder Beschleunigung der osmotischen Vorgänge, bez. der Krystallisation, abhängt. Als ein weit allgemeineres Moment wird sich hierbei die größere oder geringere Energie des Stoffwechsels geltend machen; und in der That findet man, wie auch Möller hervorhebt, in der primären Rinde der lebhaft wachsenden jungen Internodien zahlreicher Holzgewächse meist Drusen vor, während späterhin nach Bildung des Periderms und der secundären Rinde die Einzelkrystalle vorwiegen. Von diesem Gesichtspunkte aus dürfte es auch verständlich sein, weshalb bei der Entleerung der Blätter im Herbste, die ja mit lebhaften Stoffwechselprocessen verbunden ist, stets Drusen gebildet werden. Neben derartigen ernährungsphysiologischen Einflüssen wird aber zweifellos in zahlreichen Fällen die specifische Constitution des Plasmas der betreffenden Pflanzenarten für die Ausbildungsweise der Kalkoxalatkrystalle — ob als Einzelkrystalle, als Raphidenbündel etc. — entscheidend sein.«

Wenn auch der letzte Satz das Vorhergesagte in unbestimmbarem Maße einschränkt, so ergiebt sich doch als Gesamtansicht Haberlandt's — oder richtiger als die bisher allgemeine Ansicht —, dass in ein und demselben Organ bald Drusen, bald Einzelkrystalle u. s. w. sich finden, je nach den Umständen.

Hierauf fußend notierte ich zwar von Anfang an bei jedem Präparat die jeweils gesehene Krystallform, ohne jedoch diesen Notaten eine besondere Wichtigkeit beizumessen; erwartete ich ja doch, in den Blättern derselben Species bald Drusen, bald Einzelkrystalle, bez. Zwillinge zu finden; — andere Formen kommen bei den *Arbutoideae* und *Vaccinioideae* überhaupt nicht vor. Stutzig wurde ich zunächst, als ich bei sämtlichen Exemplaren von *Vaccinium Myrtillus* L., die an 7 verschiedenen Standorten und zu verschiedenen Zeiten gesammelt waren, immer nur Einzelkrystalle fand, wie solche in Haberlandt's Pflanzenphysiologie p. 337 abgebildet sind, und zwar immer nur im Leitparenchym. Dasselbe zeigte sich bei *Vaccinium myrtilloides* Hooker (4 Standorte), *V. ovalifolium* Sm., *V. parvi-*

*folium* Sm., *V. caespitosum* Michx., die sämtlich zur Sect. *Euvaccinium* gehören. Hingegen zeigten alle zur Sect. *Cyanococcus* gehörigen Vaccinien gleichfalls im Leitparenchym gelegene Drusen, während alle zur Sect. *Vitis idaea* gehörigen wieder nur Drusen aufwiesen, deren Krystalle jedoch weit größer waren, als die bei der Sect. *Cyanococcus* meist vorkommenden, und die außerdem ebenso wohl im Pallisaden- und Schwamm-, wie im Leitparenchym auftraten. Ja der Bastard *Vaccinium intermedium* Ruthe (von 5 Standorten untersucht) nahm auch wieder eine Mittelstellung zwischen den beiden Stammformen ein, insofern er bald Einzelkrystalle, bald aus wenigen — etwa 4—8 — Krystallen bestehende, durch das Mesophyll zerstreut liegende Drusen enthielt[1].

Sonach durfte ich bereits überzeugt sein, dass gerade der letzte oben angeführte Satz von Haberlandt das Richtige trifft, dass »zweifellos in zahlreichen Fällen die specifische Constitution des Plasmas der betreffenden Pflanzenarten für die Ausbildungsweise der Kalkoxalatkrystalle — ob als Einzelkrystalle, als Raphidenbündel etc. — entscheidend sein wird.« Und die weitere Untersuchung ergab dann, dass ganze Sectionen, Gattungen, ja Gruppen (*Arbuteae* und *Gaultherieae*[2]) in der Ausbildungsweise der Krystalleinschlüsse übereinstimmen, dass diese folglich ein gutes systematisches Merkmal abgiebt.

Sollte sich aber ein gleiches Resultat bei der Untersuchung der Laubblätter anderer Pflanzen auch herausstellen, dann hätten wir hiermit ein systematisches Merkmal erhalten, dessen praktische Verwertbarkeit für die Bestimmung paläontologischer Funde auf der Hand liegt. Denn oxalsaurer Kalk ist, weil er die stärkste organische Säure enthält, in Wasser, ja selbst in Essigsäure nicht löslich und findet sich thatsächlich noch in den Braunkohlenablagerungen. Vorausgesetzt nur noch, dass auch der Zusammenhang der Krystallisationsform — Drusen, Zwillinge u. s. w. — nicht gestört wird, dann würden die Krystalleinschlüsse manche Zweifel in der Bestimmung paläontologischer Funde heben können. Ob. z. B. ein tertiäres Blatt einer *Cassandra* oder *Andromeda* angehört, könnte man unschwer entscheiden. *Cassandra* führt Drusen durch das ganze Mesophyll zerstreut, *Andromeda* nur Einzelkrystalle im Leitparenchym. Auch hat mich selbst während der vorliegenden Arbeit die Ausbildungsweise, bez. Ablagerungsstelle der Krystallgebilde auf mancherlei Unrichtigkeiten — sei es in der

---

1) Zimmermann bemerkt im 14. Bande der Abhandlung der naturforschenden Gesellschaft in Görlitz, dass *Vaccinium intermedium* Ruthe dem *Vaccinium Vitis idaea* L. näher steht, als dem *Vaccinium Myrtillus* L. Ich kann diese Angabe für die Blattanatomie nur bestätigen und führe diese Art darum in der Sect. *Vitis idaea* auf.

2) Alle *Arbuteae* außer *Arctous alpina* (L., Gray) haben die Krystallisation von *Euvaccinium*, alle *Gaultherieae* außer *Gaultheria leucocarpa* Blume und *Pernettya serpyllifolia* (Lam.) DC. diejenige von *V. Vitis idaea* L.

systematischen Gruppierung der untersuchten Arten, sei es in der Bestimmung der untersuchten Herbarexemplare[1]) — aufmerksam gemacht; und es ist mir dann an der Hand dieses und gewisser anderer Merkmale möglich gewesen, wenigstens die Gattung oder Section zu bestimmen, welcher das Exemplar, bez. — falls dasselbe nach den Autoren richtig bestimmt war — die Art einzuordnen sei.

Wegen der Neuheit des Resultates sowie behufs Abschätzung der Tragweite meiner Angaben lasse ich eine Tabelle folgen, deren zweite Spalte die Zahl aller Arten einer Gattung — cf. die nachfolgende pflanzengeographische Zusammenstellung —, deren dritte Spalte die Zahl der untersuchten Species, deren vierte die der untersuchten Exemplare[2]) — aller vorausgerechneten Species zusammengenommen — enthält.

Zur Form der Drusen sei noch bemerkt, dass sie bei der Section *Euleucothoë*[3]) spießglanzähnlich, sonst morgensternartig sind.

| | | Zahl der Arten der Gattung bez. der Section. | Zahl der untersuchten Arten. | Zahl der untersuchten Exemplare. | Einzelkrystalle im Leitparenchym. | Nur Drusen im | | Einzelkrystalle im Leitparenchym u. Drusen im Pallisaden- u. Schwammparenchym. | Außerdem einige Drusen im Leitparenchym. | Außerdem Einzelkrystalle im Pall.- u. Schwammparenchym. | Außerdem Drusen und Einzelkrystalle im Pall.- u. Schwammparenchym. | Außerdem Zwillinge u. Einzelkrystalle im obersten Pall.- u. untersten Schw.-Par. | Keine Krystallisation gefunden. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | Leitparenchym. | ganzen Mesophyll. | | | | | | |
| *Arbuteae* | *Arbutus* . . . . . | 17 | 7 | 22 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Arctostaphylos* . . . | 25 | 6 | 16 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Arctous* . . . . . . | 1 | 1 | 3 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| *Andromedeae* | *Enkianthus* . . . . | 6 | 2 | 2 | . | . | — | . | . | . | . | . | . |
| | *Pieris*: | | | | | | | | | | | | |
| | Sect. *Eupieris* . . | 2 | 2 | 6 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | » *Maria* . . . | 2 | 2 | 3 | *P. mariana* | . | . | *P. nitida* | *P. mar.* | . | . | . | . |
| | » *Portuna* . . | 5 | 3 | 5 | — | . | . | . | . | . | 1 Art | . | . |
| | » *Phillyreoides* | 2 | 1 | 1 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Lyonia* . . . . . . | 4 | 1 | 7 | — | . | . | . | . | . | 1 Ex. | . | . |
| | *Andromeda* . . . . | 1 | 1 | 10 | — | . | . | . | 1 Ex. | . | . | . | . |

1) Hierfür nur ein Beispiel:

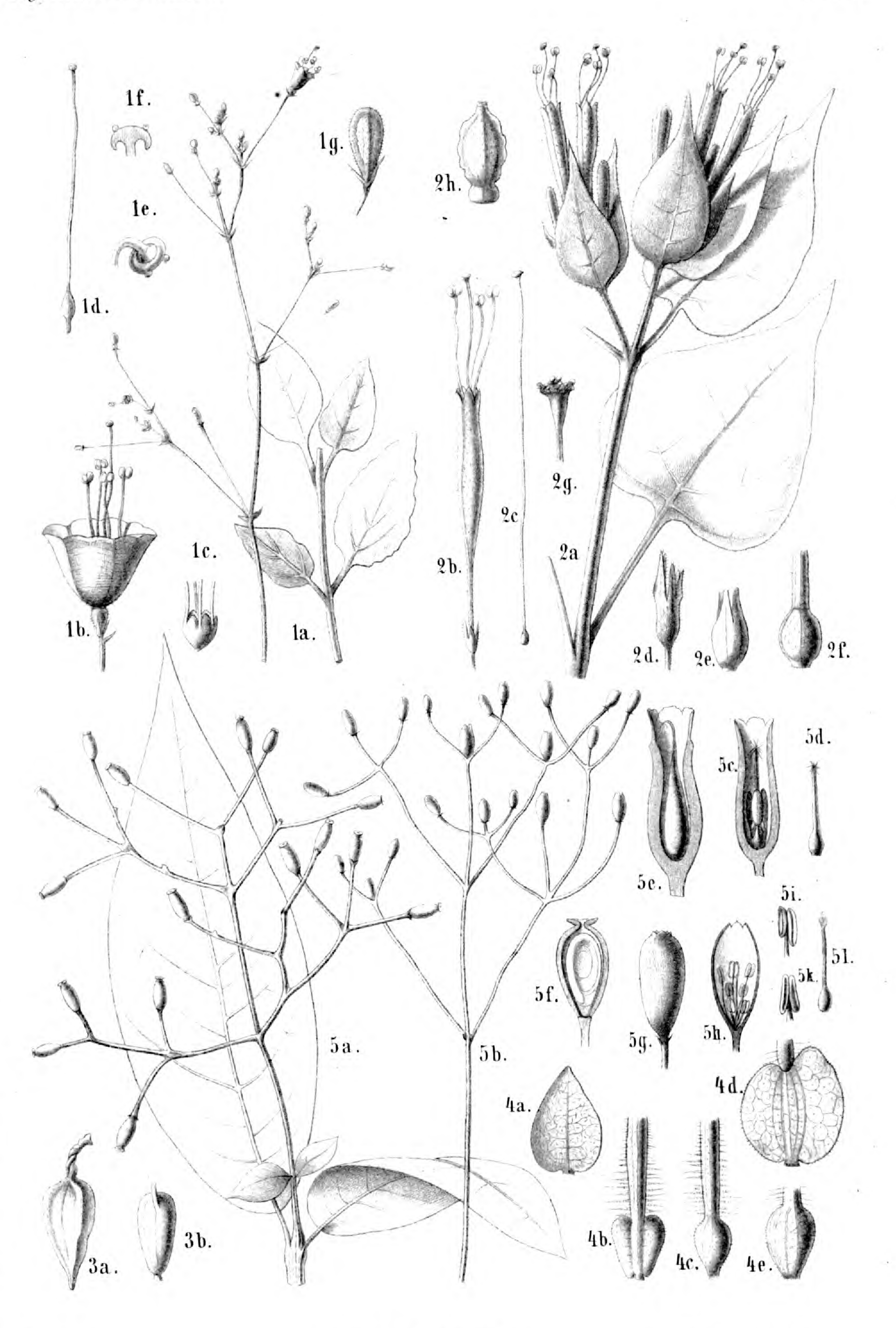
Aus Berlin erhielt ich Blätter zugeschickt mit der Bezeichnung: »*Gaylussacia lanceolata* Blume, Java. — ZOLLINGER 3034«. Das Exemplar ist also richtig bestimmt als zugehörig zu der einzigen, von den Autoren fest gehaltenen, asiatischen Art dieser Gattung. Wenn es nun auch aus pflanzengeographischen Gründen nicht recht wahrscheinlich ist, dass unter 40 Arten alle außer einer einzigen auf Brasilien und das nördlich anstoßende Gebiet beschränkt seien — die Sect. *Decamerium* rechne ich zu *Cyanococcus* und *Vaccinium brachycerum* Michx. = *Gaylussacia brachycera* Gray zur *Vaccinium*-Sect. *Vitis idaea* —, und dass diese eine im malayischen Gebiet völlig isoliert sei, so bleibt das doch immer nur eine Vermutung, die noch keine Gewissheit mit sich bringt. Die eigenartige Krystallisation verschafft uns diese Gewissheit; sie bestimmt die Art als eine *Agapetes*. Und damit stimmt alles andere überein.

2) Dabei sind alle Exemplare von einem Standort immer nur als ein einziges Exemplar gerechnet.

3) Auch die unter Bb aufgeführten *Gaultherieae* haben zuweilen ähnliche Drusen wie die *Euleucothoë* und beide manchmal auch Einzelkrystalle.

| Tribus | Gattung / Section | Zahl der Arten der Gattung bez. der Section. | Zahl der untersuchten Arten. | Zahl der untersuchten Exemplare. | Einzelkrystalle im Leitparenchym. | Nur Drusen im Leit-parenchym. | Nur Drusen im ganzen Mesophyll. | Einzelkrystalle im Leitparenchym u. Drusen im Pallisaden- u. Schwamm-parenchym. | Außerdem einige Drusen im Leitparenchym. | Außerdem Einzel-krystalle im Pall.- u. Schwammparenchym. | Außerdem Drusen und Einzelkrystalle im Pall.- u. Schwammparenchym. | Außerdem Zwillinge u. Einzelkrystalle im obersten Pall.- u. untersten Schw.-Par. | Keine Krystallisation gefunden. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Andromedeae | *Cassiope* | 9 | 9 | 18 | . | . | — | . | . | . | | | . |
| | *Cassandra* | 3 | 3 | 9 | 2 Art. | . | *C. calyc.* | . | . | . | 2 Art. | . | . |
| | *Leucothoë*: | | | | | | | | | | | | |
| | Sect. *Euleucothoë* | 6 | 3 | 5 | . | . | — | . | . | . | . | . | . |
| | » *Eubotrys* | 5 | 4 | 6 | . | . | — | . | . | — | . | . | . |
| | *Agauria* | 5 | 2 | 2 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Agarista* | 27 | 14 | 17 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Zenobia* | 1 | 1 | 2 | — | . | . | . | 1 Ex. | . | . | . | . |
| | *Oxydendron* | 1 | 1 | 1 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Epigaea* | 2 | 1 | 2 | . | . | — | . | . | — | . | . | . |
| | *Orphanidesia* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| Gaultherieae | *Gaultheria* | 80 | 44 | 63 | 1 Art | . | — | . | . | . | 3 Art. | . | . |
| | *Diplycosia* | 13 | 2 | 2 | . | . | — | . | . | . | . | . | . |
| | *Pernettya* | 31 | 12 | 16 | 1 Art | . | — | . | . | . | . | . | . |
| | *Chiogenes* | 2 | 1 | 1 | . | . | — | . | . | . | . | . | . |
| Euvaccinieae | *Vaccinium*: | | | | | | | | | | | | |
| | Sect. *Batodendron* | 12 | 10 | 16 | 4 Art. | 6 Art. | . | . | 1 Art | . | . | . | . |
| | » *Oxycoccoides* | 2 | 1 | 2 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| | » *Cyanococcus* | 12 | 10 | 23 | . | — | . | . | . | . | . | . | 1 Ex. |
| | » *Euvaccinium* | 14 | 7 | 22 | — | . | . | . | . | . | . | . | 2 Art. |
| | » *Macropelma* | 5 | 5 | 5 | — | . | . | . | 1 Art | . | . | . | . |
| | » *Vitis idaea* | 26 | 16 | 30 | 1 Ex. v. *V. intermedium.* | 6 Art. | 10 A. | . | . | . | . | . | . |
| | » *Neurodesia* | 5 | 4 | 4 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| | » *Cinctosandra* | 6 | 3 | 3 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| | » *Epigynium* | 50 | 13 | 14 | . | . | — | . | . | . | . | . | . |
| | » *ignotae* | 12 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Oxycoccus* | 2 | 2 | 8 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Gaylussacia* | 39 | 18 | 24 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Wittsteinia* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Catanthera* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Rigiolepis* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Corallobotrys* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Pentapterygium* | 5 | 2 | 2 | *P. rugosum* | *P. serpens* | . | . | . | . | . | *P. rugosum* | . |
| | *Agapetes* | 39 | 8 | 9 | — | . | . | . | . | . | . | — | . |
| Thibaudieae | *Cavendishia* | 28 | 10 | 10 | 3 Art. | . | . | 7 Art. | . | . | . | . | . |
| | *Ceratostema* | 18 | 3 | 4 | 2 Art. | 1 Art | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Eurygania* | 9 | 1 | 1 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Semiramisia* | 2 | 2 | 2 | 1 Art | 1 Art | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Hornemannia* | 3 | 1 | 1 | — | . | . | . | — | . | . | . | . |
| | *Notopora* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Anthopterus* | 3 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Orthaea* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Findlaya* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Oreanthes* | 1 | 0 | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Macleania* | 16 | 5 | 5 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Psammisia* | 23 | 9 | 10 | 8 Art. | 1 Art | . | . | 1 Art | . | . | . | . |
| | *Satyria* | 3 | 2 | 2 | 1 Art | . | . | 1 Art | . | . | . | . | . |
| | *Disterigma* | 12 | 5 | 6 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Thibaudia* | 20(?) | 2 | 2 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Themistoclesia* | 3 | 2 | 2 | — | . | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Sophoclesia* | 5 | 4 | 4 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |
| | *Sphyrospermum* | 5 | 2 | 2 | . | — | . | . | . | . | . | . | . |

(Schluss folgt im nächsten Heft).




A. Heimerl del. Verlag v Wilh. Engelmann, Leipzig Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig